АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVII

11

НОЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1962 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1.
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»

В. К. Василевская

ИЗМЕНЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ВЕРХУШКИ ПОБЕГА В ОНТОГЕНЕЗЕ КОСМЕИ (*COSMOS BIPINNATUS* CAV.)

С 6 рисунками

(Получено 20 IV 1962)

Особенности строения и свойства верхушки побега в последние 20—30 лет все больше привлекают внимание ботаников различных специальностей. В верхушке происходит заложение органов и формирование тканей побега, синтез важных для жизни растения веществ. Ее строение отражает изменения, совершающиеся в филогенезе и онтогенезе растений при их приспособлении к различным экологическим условиям. При воздействии на растения различных физиологически активных веществ и радиации обычно прежде всего в меристеме верхушки происходят заметные структурные изменения.

Изучение строения этого сложного органа имеет большую историю. Напомню кратко ее основные черты.[1]

Первым, выступив против теории преформизма, стал изучать развитие органов и в том числе их заложение на верхушке побега К. Вольф. В 1759 г. в диссертации «Теория зарождения» он писал, что части растения развиваются из крошечных бугорков простого строения, новые органы возникают на основе уже образовавшихся, но отнюдь не существуют одновременно с ними.

Детальные анатомические исследования точки роста[2] начинают публиковаться лишь около ста лет спустя.

Теория единственной верхушечной инициальной клетки

Гофмейстер (Hofmeister, 1851, 1857) и Негели (Nägeli, 1858) исследовали строение точки роста большого числа растений, стоящих на различных ступенях филогенетического развития, и предложили теорию развития стебля из единственной верхушечной клетки. Гофмейстер (1851) изучал циклы развития представителей различных групп высших растений. Стремясь выявить их генетическую связь, он сопоставил у них процесс оплодотворения и развития зародыша. Он подчеркнул при этом, что увеличение числа клеток при развитии стебля у маршанции, листостебельных мхов, селагинеллы, папоротников и зародыша хвойных растений происходит сходным путем — благодаря делению единственной верхушечной клетки перегородкой, попеременно возникающей то с ее правой, то с левой стороны. В результате этих наблюдений Гофмейстер отметил также сходство в развитии листа и стебля — они отличаются на ранней фазе своего развития лишь количественно.

Т е о р и я г и с т о г е н о в. Ганштейн (Hanstein, 1868), изучив строение точки роста представителей 46 родов покрытосеменных растений, установил, что она многоклеточна, у некоторых видов весьма массивна. Вслед за Каспари, Ганштейн выделяет

[1] Более или менее подробный обзор литературы по строению конуса нарастания у различных групп высших растений сделан Попэм (Popham, 1951, 1960), Катессон (Catesson, 1953), Уордло (Wardlow, 1953, 1957, 1960), Берсильоном (Bersillon, 1955), Бюва (Buvat, 1955), Е. А. Кондратьевой (1955), Камефор (Camefort, 1956), Н. В. Первухиной (1957а, 1957б), В. К. Василевской и Е. А. Кондратьевой (1958), Кауфманом (Kaufman, 1959), Гуттенбергом (Guttenberg, 1960), Хагеманом (Hagemann, 1960) и др.

[2] Точкой роста (в немецкой литературе), вегетативной или соответственно генеративной меристемой (во французской), конусом нарастания (в русской), называют меристему на верхушке побега над первыми листовыми зачатками. Верхушка побега — термин менее определенный; часто (в американской и английской литературе) его употребляют в таком же смысле, как и первые термины, но так называют и совокупность всех молодых органов побега; нижняя граница этого сложного органа не установлена.

в меристеме конуса нарастания три слоя. Он называет их гистогенами, считая, что каждый слой производит определенные ткани стебля и не зависит от других. В 1870 г. Ганштейн публикует работу о развитии зародыша двудольных и однодольных растений и анализирует строение точки роста зародышевой почечки. Он проследил, что на очень ранних этапах развития зародыша его периферические слои образуют дерматоген, дальнейшие деления дают начало периблеме и плероме. Верхушечной инициальной клетки у покрытосеменных растений нет. Этот вывод был подтвержден последующими работами эмбриологов, хотя некоторые анатомы все еще не считают этот вопрос решенным (Kaufman, 1959). Некоторые эмбриологи растений до настоящего времени признают правильной теорию Ганштейна и при описании развития зародыша констатируют наличие в нем трех гистогенов (Магешвари, 1954).

Заслугой Ганштейна является доказательство многоклеточности точки роста покрытосеменных растений и наличия в ее меристеме зон, но ошибка его заключалась в том, что по теории гистогенов слои меристемы независимы друг от друга и от органогенеза. Критиковал теорию гистогенов еще И. В. Баранецкий (1897): он указывал, что у растений нет строгой предопределенности в происхождении тканей.

Концепция туника—корпус. Школа Будера (Schmidt, 1924; Jentsch, 1957, и др.) ставит новую важную задачу — ее представители считают необходимым освещать изменения конуса нарастания в связи с возникновением зачатков листьев и пазушных почек. Изучая покрытосеменные растения, Шмидт (1924) предлагает различать в их точке роста 2 слоя меристемы — тунику и корпус, так как только эти слои имеют собственные инициальные клетки. Все остальные слои, заметные в меристеме, являются их производными, которые поэтому не следует называть инициалами. Инициалы туники характеризуются антиклинальными делениями, инициалы корпуса — делениями в различных направлениях.

Периклинальные деления в тунике объясняются ее развитием в условиях тангентального натяжения, которое возникает вследствие того, что увеличение объема туники отстает от увеличения объема корпуса. Когда объем туники становится равным объему корпуса, характер роста их становится одинаковым и интенсивности деления их клеток выравниваются, — в результате в тунике появляются периклинальные деления, приводящие к появлению листовых зачатков (Bergann, 1955). Сразу после появления листового бугорка конус нарастания уменьшается, это его состояние называется минимальной фазой пластохрона; перед появлением листового бугорка конус нарастания увеличивается и это его состояние называется максимальной фазой пластохрона. Поскольку число слоев туники в онтогенезе растения изменяется, использовать этот признак для целей систематики можно только сравнивая растения в одной фазе онтогенеза.

Шмидт выступил против теории гистогенов, доказывая, что дифференциация тканей из туники и корпуса у разных видов может быть различной.

Сравнение на основе концепции туники—корпуса однодольных и двудольных растений выявило, что в некоторых семействах однодольных (с малым объемом конуса нарастания) при заложении листа периклинальные деления происходят в первом слое туники (Sharman, 1945; Catesson, 1953), а у двудольных лишь во втором или третьем слое (Guttenberg, 1960).

Концепция зональности строения конуса нарастания

Фостер (Foster, 1939, 1949) описал строение конуса нарастания ряда голосеменных растений из различных таксонов, опираясь на большое число признаков (направление деления клеток, их величина, вакуолизация, плотность протоплазмы, размер ядер, частота митозов, реакция цитоплазмы на красители). Детальное изучение строения конуса нарастания позволило Фостеру выделить большое число цито-гистологических зон в меристеме.

Анатомы, опирающиеся на концепцию зональности, исследовали строение конуса нарастания большого числа видов растений. Работы этого направления позволили сделать заключение, что в процессе эволюции у семенных растений происходила редукция числа инициальных клеток и точно антиклинальная ориентация митозов в поверхностном слое. Наличие типичной туники является характерным признаком покрытосеменных растений, среди голосеменных ближе к покрытосеменным гнетум и эфедра (Johnson, 1951; Popham, 1951; Camefort, 1956; Яценко-Хмелевский, 1958).

Работы по сравнительной анатомии показывают, как значительно изменилось строение верхушечной меристемы в филогенезе растений. Поэтому невозможно описывать ее строение для всех групп высших растений на основе одних общих терминов. У семенных растений вместо единственной инициальной клетки возникает комплекс клеток, у покрытосеменных появляется особый слой — туника.

Строение конуса нарастания уже используется для характеристики крупных таксонов (Foster a. Gifford, 1959); однако анатомы встречаются с большими трудностями при попытках использовать признаки строения этого органа для выяснения филогении более мелких групп. Строение конуса нарастания иногда меняется не только в зависимости от родовой, видовой и внутривидовой принадлежности растения, но и в пределах одного индивидуума — в зависимости от местоположения почки на растении,

и даже в пределах одного конуса нарастания — в зависимости от фазы пластохрона, времени года, возраста растения и перехода его к цветению (Popham, 1960). Большое влияние на строение конуса нарастания оказывает также экологический тип растения (Василевская и Кондратьева, 1958).

В большинстве работ, в которых освещается строение конуса нарастания той или иной систематической группы, не обсуждаются вопросы гистогенеза и органогенеза (Johnson, 1951; Wardlaw, 1953; Gifford, 1954, и др.). Однако Фостер (1949) и Попэм (1951) описали, из каких слоев меристемы формируются те или другие ткани. Но они подчеркивали при этом, что между слоями меристемы нет точных границ и они не являются гистогенами в смысле Ганштейна. Луи (Louis, 1935) и Рив (Reeve, 1948) стараются убедить, что зоны нельзя считать гистогенами, так как периферические зоны нацело расходуются при образовании листьев, а потом восстанавливаются благодаря делению клеток центральных зон.

Теория инициального кольца. Эта теория предложена школой французских анатомов. Эта школа справедливо считает, что анализировать строение конуса нарастания необходимо в связи с его функционированием — образованием органов и тканей. Важным при этом является положение, что каждая фаза строения подготовлена предшествующей и обусловливает появление последующей фазы. Анатомы этой школы особенно большое внимание уделяют степени активности делений в различных слоях меристемы конуса нарастания. Грегуар (Grégoire, 1935, 1938) и Луи (1935), наблюдая за изменениями конуса нарастания в течение пластохрона, констатировали большую активность делений клеток его периферических слоев, слоев, приводящих к органогенезу, и установили непрерывную связь между меристемой листовых примордиев и стебля. Они ввели очень важное понятие — «листовое подножье» (soubassement). Это общая зона тканей листа и стебля, которая оказывает влияние на характер строения коры и стелы. Если листовые подножья не образуются, то в стеле покрытосеменных растений не развиваются листовые щели (Lance-Nougarède, 1960).

Плантефоль (Plantefol, 1947), работая на основе названных принципов, предложил новую теорию листорасположения. Он считает ошибочным описание морфологами листорасположения по одной спирали. В действительности только у однодольных в точке роста зарождается один листовой зачаток (Catesson, 1953, и др.), у двудольных же и хвойных растений их может возникать сразу несколько, и, следовательно, листорасположение у них следует анализировать по нескольким спиралям. Изучение листорасположения на основе теории Плантефоля проведено в работе Берсильона (1955), Камефор (1956) и др. Центры зарождения листовых зачатков расположены в кольце меристемы, развивающейся немного ниже самой верхушки конуса нарастания; срезая ее, Плантефоль показал, что кольцо не было нарушено. Кольцо меристемы, в которой происходит зарождение листьев, Плантефоль назвал «инициальным кольцом». Центральные клетки, которые окружены инициальным кольцом, делятся менее активно и быстро дифференцируются в сердцевину. Они получили название «медуллярной меристемы». Наименее меристематичны клетки, расположенные на самой вершине конуса нарастания. Бюва (1952, 1955) назвал их «меристемой ожидания». По его мнению, она пробуждается лишь при переходе растения в генеративную фазу.

Бюва — последователь Грегуара, который привлек внимание анатомов к структурным процессам, происходящим при превращении вегетативного конуса нарастания в генеративный. По наблюдениям Грегуара при этом инициальное кольцо расходуется на построение чашечки или прицветников и уже не возобновляется, но теперь активное деление происходит в самой верхушке конуса нарастания. Они создают новое инициальное кольцо. Активно делящиеся клетки по всей поверхности точки роста, одевающие небольшим числом слоев быстро созревающую сердцевину, характерны как при формировании одиночного цветка, так и соцветия. Грегуар считает, что генеративный побег, возникая из особых слоев меристемы, не гомологичен вегетативному.

В противоположность анатомам, разрабатывающим концепцию зональности, Бюва резко противопоставил меристему ожидания другим зонам. Несмотря на замечания, сделанные Филипсон (Philipson, 1949) по поводу работы Грегуара, Бюва продолжает утверждать, что генеративный побег возникает только из меристемы ожидания, которая не принимает участия в построении вегетативного побега. Обстоятельный анализ большой литературы об изменении строения вегетативного конуса нарастания при переходе его в репродуктивный, и в том числе статей Грегуара и Бюва, дан Н. В. Первухиной (1957а, 1957б) в связи с обсуждением теорий происхождения цветка.

Теория Бюва побудила провести подсчеты митозов в разных зонах конуса нарастания (Lance, 1952; Popham, 1958; Гуляев, 1958, 1961; Tribot, 1961), которые показали, что в зонах апикальной и сердцевинной меристемы (или в клетках центральной материнской зоны, по терминологии американской школы) митозы хотя и встречаются, но их значительно меньше, чем в зоне инициального кольца (или периферической меристемы). Действительно, если бы деления были одинаково активны во всех зонах конуса нарастания, верхушка побега не имела бы той организации, которая ей присуща.

Постановка вопроса о распределении и изменении в онтогенезе растений зон с разной степенью активности деления клеток является заслугой Бюва. Однако он значительно преувеличил отличия между меристемой ожидания и инициальным кольцом.

Достаточно вспомнить, что существуют деревья с моноподиальным ростом, у которых конус нарастания ствола, часто насчитывающего очень много лет, не образует генеративных органов, чтобы толкование Бюва о поведении меристемы ожидания представилось абсурдным (Guttenberg, 1960).

В. А. Гуляев (1958, 1961) обращает внимание на то, что и в конусе нарастания корня также есть группа редко делящихся крупных клеток, которые, однако, не предназначены для образования цветка. В связи с этим он отрицает теорию Бюва и предлагает искать другие причины, объясняющие наличие в обеих верхушечных меристемах — стебля и корня — группы «инактивных» клеток.

Ошибкой Бюва является также противопоставление деятельности инициального кольца и сердцевинной меристемы. Только сердцевину Бюва считает собственно стеблем, возвращаясь опять к давно оставленным теориям. Эта ошибка тем досаднее, что его современники убедительно доказывают единство тканей стебля и листа в узле и взаимодействие разных слоев меристемы (Грегуар, Луи, Берсильон, Ланс-Нугаред).

В настоящее время французские анатомы разрабатывают цито-гистохимическую характеристику клеток различных зон конуса нарастания в фазах их большей и меньшей меристематичности. В этих работах различные зоны меристемы конуса нарастания уже не противопоставляются друг другу как независимые, а, напротив, указывается, что деления в одной зоне побуждают к делению клетки в зонах смежных; этими исследованиями установлено, что зона инициального кольца богаче нуклеиновыми кислотами зоны апикальной (Bersillon, 1951; Lance, 1954; Magin, 1959—1960; Lance-Naugaréde, 1960; Chabot-Jacquety, 1960; Tribot, 1961, и др.).

В последнее время опубликована книга Гуттенберга (Guttenberg, 1960), в которой большое место занимают данные о строении конуса нарастания. Гуттенберг показал, что в онтогенезе растения конус нарастания увеличивается и вместе с этим в нем возникает зональность. У зародыша — один слой туники (дерматоген) и корпус, которые имеют независимые инициалы. У двудольных в онтогенезе из корпуса рано обособляется второй слой туники, который Гуттенберг предлагает выделять в качестве особого слоя и называть его «субдерматоген». Обсуждая вопрос о гистогенной природе каждого слоя меристемы конуса нарастания, он не связывает дифференциацию меристемы с органогенезом и ростом органов. Гуттенберг не уделил должного внимания таким важным понятиям, как листовое подножье, продесмоген, перимедуллярная зона; перицикл он производит из прокамбия, с чем трудно согласиться.

Анализ дифференциации тканей в зависимости от различных слоев меристемы необходим для более глубокого понимания закономерностей анатомического строения растений. Однако его необходимо проводить, имея в виду особенности органогенеза растений. Прогрессивность этого принципа доказана работой О. Н. Радкевич (1939). Она изучила многочисленные виды с так называемой «аномальной структурой» и доказала, что разнообразные типы распределения проводящих пучков в стебле растений связаны с различным ритмом, темпами и характером органогенеза. Если отказаться от этого принципа и считать, что формирование тканей в стебле всегда связано только с определенными слоями меристемы, то мы будем вынуждены снова признать, что очень большое число видов имеет аномальное строение. Вместе с тем всегда надо иметь в виду, что между слоями меристемы нет резких границ и что клетки, являющиеся производными одного слоя меристемы, могут вытесняться производными смежных слоев.

У нас в Советском Союзе, как известно, изучение строения верхушки побега покрытосеменных растений проводится в различных направлениях (например, работы В. Г. Конарева и его учеников, работы Лаборатории биохимии растений АН СССР и др.). В связи с задачами этой статьи наше внимание привлекают работы о структурных изменениях конуса нарастания в онтогенезе растения. В этом направлении в естественных условиях и в условиях разнообразных экспериментов проводятся исследования главным образом в Московском университете под руководством Ф. М. Куперман. В сборнике «Морфогенез растений» (1961 г.) опубликован ряд статей в этом плане, а в работах Куперман (1961а, 1961б) освещена история и значения этих исследований. Однако в этой лаборатории изучается морфологическое строение верхушки побега и внимание уделяется главным образом ее изменениям при переходе растения в генеративную фазу.

Наличие нескольких концепций о строении точки роста верхушки побега ставит нас перед вопросом — какой из них следует пользоваться при работе в этой области.

Сравнивая характеристики зон, предлагаемые различными школами, можно заключить, что французская школа не выделяет в самостоятельную зону самый наружный слой конуса нарастания (дерматоген, по Ганштейну, или мантия, по Попэм), но зато выделяет зону апикальной меристемы, не отмечаемую другими школами. Зона инициального кольца соответствует фланговой или периферической зоне вместе с мантией, зона стержневой или цепочечной меристемы — медуллярной зоне, а зона субапикальной

инициальной меристемы вместе с расположенными над ней клетками мантии — зоне апикальной меристемы или меристеме ожидания. В последнее время американские и немецкие анатомы стали также выделять эту зону, называя ее зоной центральных апикальных клеток (Esau, 1960) или зоной центральных материнских клеток (Rauh u. Rappert, 1954, цитир. по Гуттенбергу, 1960). Дерматоген соответствует мантии, периблема — фланговой меристеме, плерома — двум зонам — стержневой или медуллярной меристеме вместе с субапикальной инициальной меристемой. Туника у некоторых растений соответствует инициальному кольцу и поверхностным клеткам апикальной меристемы, у других является только периферической частью инициального кольца; корпус включает в себя все остальные зоны.

Самое существенное заключение, к которому приводит чтение литературы, это то, что степень дифференциации меристемы конуса нарастания в процессе роста растения варьирует. Очевидно это и было причиной того, что разные анатомы выделяли в конусе нарастания различное число зон. В настоящее время стало ясно, что различные представления о строении конуса нарастания связаны с его динамичностью. Поэтому допустимо пользоваться при его описании, в зависимости от его строения в момент исследования, терминологией, предложенной авторами той или иной теории. Ряд анатомов уже стал применять смешанную терминологию.

Большой интерес представляют работы по изучению строения верхушки побега на протяжении всего онтогенеза растений. Однако такие исследования еще единичны.

Задача настоящей статьи — осветить изменения строения верхушки побега в онтогенезе однолетнего растения — космеи (*Cosmos bipinnatus* Cav.). Это растение было выбрано потому, что оно неприхотливо, небольших размеров и может стать удобным объектом при экспериментальных работах.

Семянки космеи высевались на хорошо освещенных грядках ботанического сада Ленинградского университета в начале июня в 1958—1960 гг. Растения фиксировались смесью спирта, формалина и уксусной кислоты. Срезы толщиной 12 μ делались на микротоме и после обычной проводки окрашивались гематоксилином по Делафильду. Фиксация зародыша проводилась через 8 и 30 часов после замачивания семянок, затем верхушки растений фиксировались после появления каждой новой пары листьев. Число клеток по диаметру конуса нарастания подсчитывалось на продольном срезе у его основания, т. е. между точками отхождения последних листовых зачатков. Число клеток по высоте подсчитывалось по перпендикуляру, опущенному из самой высокой точки конуса нарастания на его основание. Число меристематических клеток на медианном срезе конуса нарастания устанавливалось подсчетом плотно сомкнутых клеток с плотной интенсивно окрашенной цитоплазмой. Площадь конуса нарастания на медианном срезе измерялась на рисунке, выполненном при 400-кратном увеличении на миллиметровой бумаге; полученные цифры уменьшались в 400 раз. Срезы, сделанные на всех изученных фазах развития, сравнивались в одинаковую фазу пластохрона.

Строение почечки зародыша в набухшей семянке. Хорошие микротомные срезы удается получить только после замачивания семянок в течение 8—10 ч. Почка зародыша имеет два листовых зачатка, ее конус нарастания слегка выпуклый (рис. 1, *А*). Несмотря на его небольшие размеры, в его меристеме ясно выражена зональность. Выделяется один слой туники, апикальная меристема состоит из 4 клеток — две клетки выделяются крупными размерами в тунике, две еще более крупные клетки лежат под ними. Под апикальной зоной лежат 3 клетки, составляющие медуллярную меристему. Эти зоны окружены инициальным кольцом, которое на продольном срезе имеет вид двух групп более мелкоклетной меристемы по сторонам крупных клеток апикальной

зоны. Под конусом нарастания расположены сильно вакуолизированные клетки сердцевины гипокотиля.

Через 30 часов после замачивания семянок конус нарастания эпикотиля зародыша остается слегка выпуклым. Число клеток его туники не изменяется (рис. 1, *Б*). Строение апикальной зоны изменилось — теперь в тунике выделяются крупными размерами не две, а три клетки; две крупные клетки, лежащие под ними, теперь поделились и не отличимы от медуллярной меристемы. Очевидно, именно такое строение конуса нарастания наблюдал Ганштейн — в нем заметны 3 зоны — дерматоген, комплекс клеток в центре — плерома, и более мелкие клетки по периферии — периблема.

С т р о е н и е в е р х у ш к и п о б е г а с е я н ц а с о д н о й п а р о й л и с т ь е в. Только через 10 дней после посева у растений становится видна первая пара листьев. На срезах же верхушки побега обнаруживаются листовые зачатки второй пары листьев. Конус нарастания побега стал крупнее по сравнению с таковым у зародыша, но форма его не изменилась (рис. 1, *В*). Во всех зонах конуса нарастания происходят деления, вследствие чего число его клеток увеличивается, а размер их уменьшается. В тунике выделяются 6 клеток апикальной зоны, причем число их возросло явно благодаря делению, под ними заметны еще 4 клетки этой зоны. Эти клетки также делятся и их производные увеличивают число клеток периферической и медуллярной меристемы. Деления охватывают также обе последние зоны и граница между ними стирается.

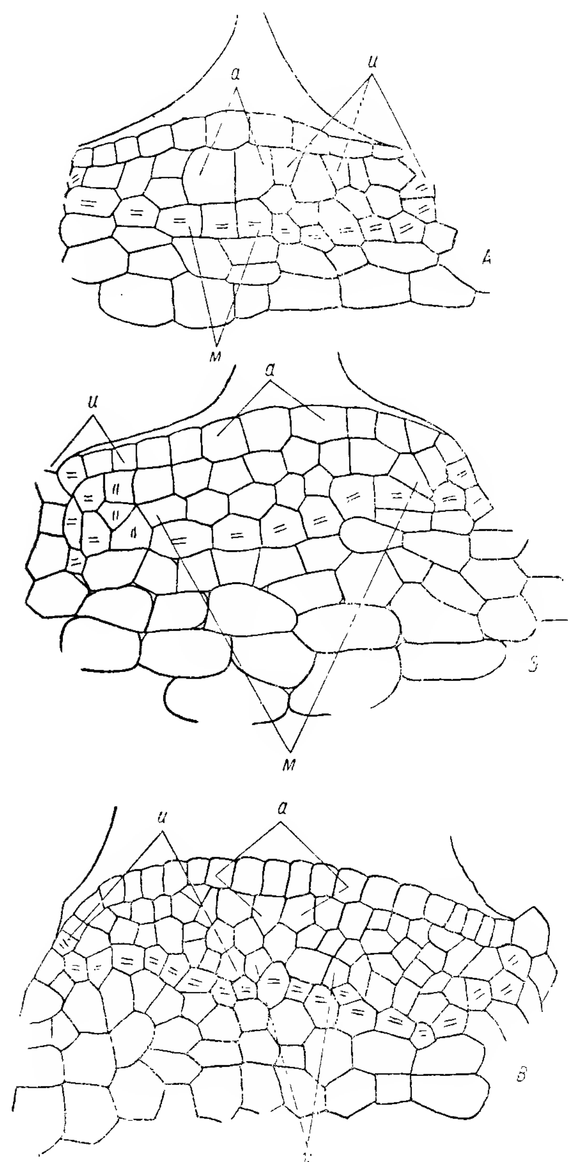


Рис. 1. Строение конуса нарастания зародыша космеи после 8 часов замачивания семянок (*А*), после 30 часов замачивания семянок (*Б*), после появления одной пары листьев (*В*). (Увел. 400).

а — апикальная меристема; *м* — медуллярная меристема; *и* — инициальное кольцо; *черточками* в клетках на всех рисунках отмечена граница меристемы конуса нарастания.

С т р о е н и е в е р х у ш к и п о б е г а р а с т е н и й с д в у м я и т р е м я п а р а м и л и с т ь е в. Через три дня после появления первой пары листьев становится видна вторая пара. За эти 3 дня площадь конуса нарастания, вследствие деления клеток инициального кольца и

медуллярной меристемы, значительно увеличивается — почти в 3 раза (рис. 2, *А*; таблица). Он разрастается в ширину и становится плоским. Строение апикальной меристемы остается почти таким же, как в предыдущую фазу. По периферии конуса нарастания под туникой происходят периклинальные деления и начинают образовываться бугорки третьей пары листьев.

Еще через 3 дня, т. е. через 16 дней после замачивания и посева семянок, становится видна третья пара листьев и образуются бугорки чет-

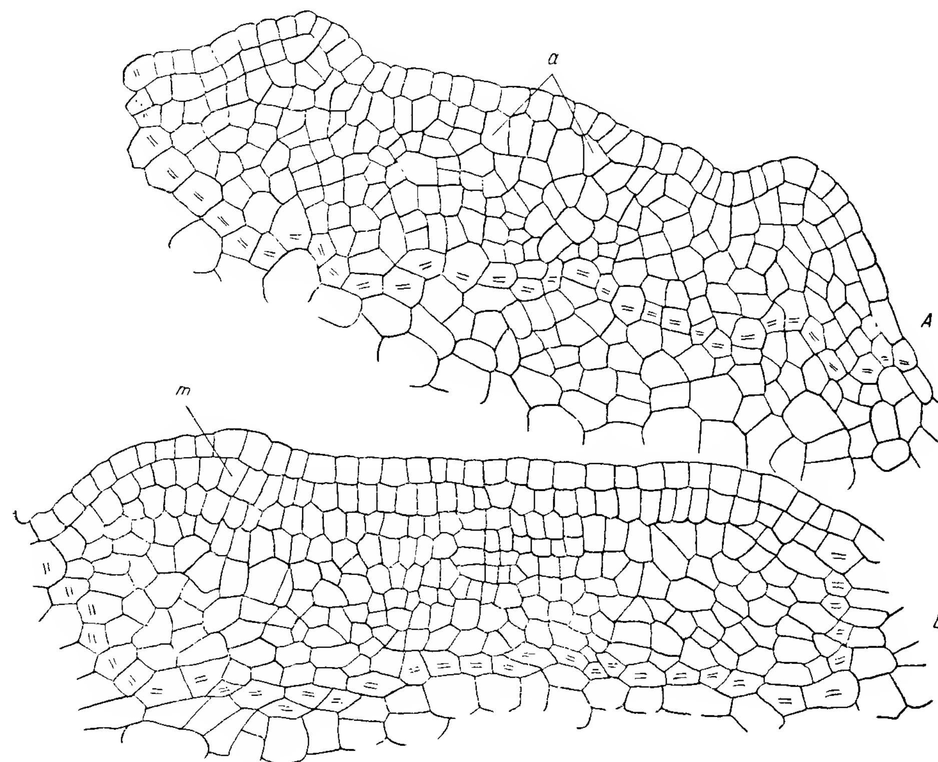


Рис. 2. Строение конуса нарастания космеи с двумя парами (*А*) и тремя парами листьев (*Б*). (Увел. 400).

а — апикальная меристема; *т* — два слоя туники.

вертой пары (рис. 2, *Б*; рис. 3). Конус нарастания за это время увеличивается незначительно (см. таблицу), не изменяется и его форма. Однако увеличение объема корпуса конуса нарастания приводит к усилению антиклинальных делений в его поверхностном слое и формированию второго слоя туники.

С т р о е н и е в е р х у ш к и п о б е г а р а с т е н и я с ч е т ы р ь м я п а р а м и л и с т ь е в. Еще через 2 дня становятся видны 4 пары листьев, а на срезах — листовые бугорки пятой, а иногда и шестой пары (рис. 4). Число меристематических клеток конуса нарастания и его площадь благодаря делению клеток во всех его зонах еще больше увеличивается. Изменяется целый ряд признаков его строения: деление клеток интенсивнее происходит по вертикальной оси конуса нарастания, увеличивается число клеток по его высоте (см. таблицу), он изменяет свою форму с плоской на полушаровидную, зона апикальной меристемы вследствие деления ее клеток почти исчезает, начинает оформляться третий слой туники.

Изменение некоторых признаков строения верхушки побега космеи в онтогенезе растения

Возраст растения (с момента замачивания семян)	Количество пар листьев и листовых зачатков	Пластохрон	Форма конуса нарастания	Количество клеток по высоте конуса нарастания	Количество клеток по диаметру в основании конуса нарастания	Количество клеток меристемы на медианном срезе конуса нарастания	Площадь конуса нарастания в плоскости медианного сечения (в кв. мм)
8 часов	Одна пара листовых зачатков	—	Слегка выпуклая	3	11	39	3.4
30 »	Одна пара листовых зачатков	—	То же	4	12	43	4.4
10 дней	Одна пара листьев, листовые зачатки 2-й пары	2-й пары листовых зачатков 10 дней	» »	4	18	85	5.4
13 »	2 пары листьев, листовые зачатки 3-й пары	3-й пары листовых зачатков 3 дня	Плоская	7—8	35	234	15.2
16 »	3 пары листьев, листовые зачатки 4-й пары	4-й пары листовых зачатков 3 дня	»	8—9	35	267	16
18 »	4 пары листьев, листовые зачатки 5-й и 6-й пары	5-й и 6-й пар листовых зачатков по одному дню	Полушаровидная	10	33	296	20
28 »	5 пар листьев, листовые зачатки 6-й пары и листочков обвертки	Образование листьев прекратилось	Булавовидная	—	—	—	—

Через 3 дня еще заметнее изменяются форма и строение конуса нарастания. Он приобретает булавовидную форму (рис. 5). Меристема в конусе нарастания представлена лишь шестью рядами клеток, которые тонким слоем покрывают крупноклетную вакуолизированную паренхиму, расположенную в центральной части конуса нарастания; клетки последней вытянуты по вертикальной оси растения. Наиболее активные деления клеток теперь действительно совершаются на самой вершине конуса нарастания, как это отмечали Грегуар, Бюва и др. Растяжение клеток свидетельствует о том, что под зачатками последних листьев начинает развиваться ось соцветия. Грегуар и его последователи (Buvat, 1955; Bersillon, 1955; Magin, 1959—1960, и др.) считают, что ось соцветия не гомологична стеблю, так как она развивается только благодаря делениям клеток корпуса.

При изучении космеи я не нашла убедительных доказательств того, что в образовании оси соцветия не принимают участие клетки инициального кольца. Напротив, сопоставление рис. 4 и 5 показывает, что вместе с клетками медуллярной зоны удлиняются и клетки инициального кольца. С этой фазы формирования строения верхушки побега (III этап органогенеза, по Куперман) явно начинается развитие соцветия, и с этого момента строение верхушки очень сильно отличается от ее строения в вегетативной фазе.

Строение верхушки побега растения с пятью парами листьев. Пятая пара листьев становится видна лишь через 10 дней после появления четвертой пары. В эти 10 дней

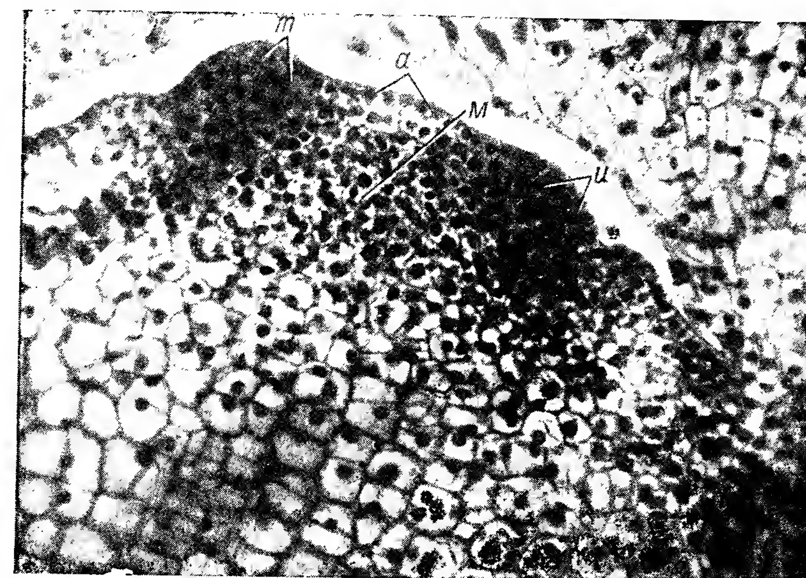


Рис. 3. Строение конуса нарастания космеи с тремя парами листьев.
т — два слоя туники, *а* — самая светлая зона — апикальная меристема; *м* — медуллярная меристема (темнее); *и* — инициальное кольцо (темное).

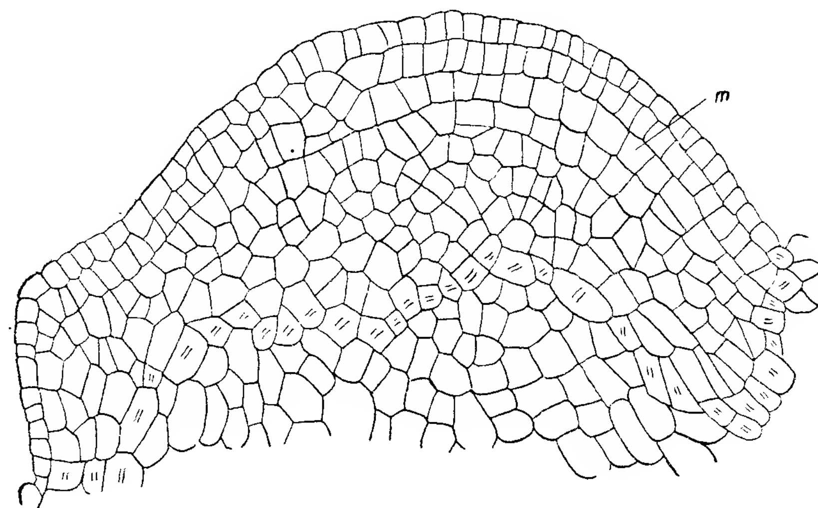


Рис. 4. Строение конуса нарастания космеи с четырьмя парами листьев. Форма конуса нарастания резко изменилась; намечаются три слоя туники (*т*). (Увел. 400).

происходят заложение и формирование листочков обвертки, цветочных бугорков и дальнейшие деления клеток в конусе нарастания (рис. 6, *А* и *Б*). Заложение прицветников и цветочных бугорков происходит, как это отмечено М. И. Савченко (1952) для других сложноцветных, в акропетальном направлении.

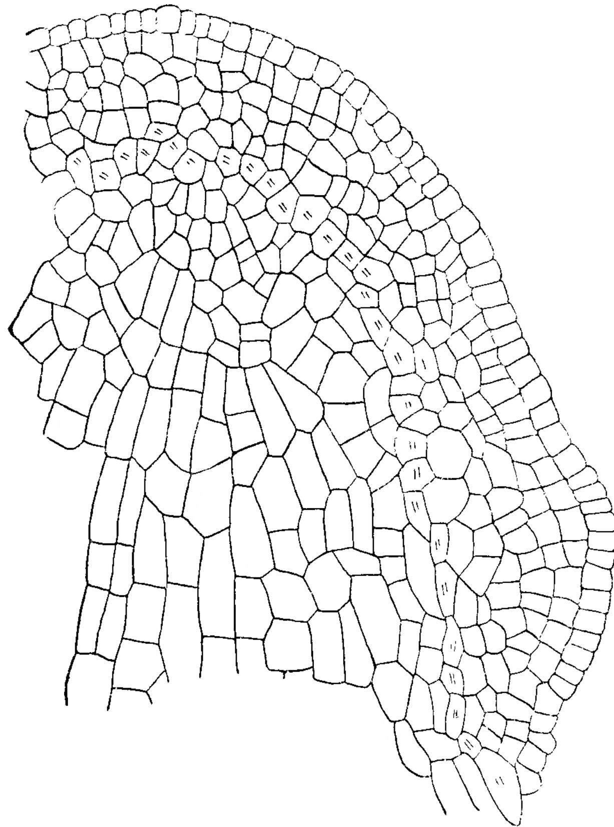


Рис. 5. Строение конуса нарастания космеи с четырьмя парами листьев (на 3 дня позже, чем на рис. 4). Центральная часть конуса нарастания занята крупноклетной сердцевиной. (Увел. 400).

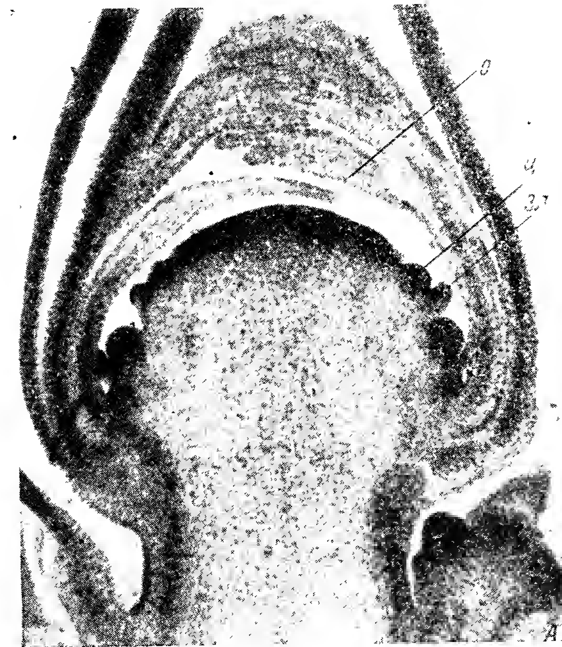
Исследования над космеей подтверждают наблюдения Филипсон (1949), согласно которым прокамбиальные пучки в этих органах формируются так же, как в листьях и почках в вегетативной фазе растения, т. е. акропетально. Все более отставая от развития верхушечной корзинки, происходит последовательное формирование корзинок из пазушных почек, во все более низких этажах листьев.

Обсуждение результатов и выводы

Зародыш космеи имеет почечку с листовыми зачатками, ее конус нарастания многоклеточен и в нем выражена зональность.

Наши наблюдения подтверждают уже отмеченные в литературе факты, что в «меристеме ожидания» или апикальной зоне в вегетативную фазу жизни растения происходят деления (Reeve, 1948; Millington a. Fisk, 1956; Гуляев, 1958, 1961, и др.).

Обычно переход растения в репродуктивную фазу констатируют, когда совершится резкое изменение конуса нарастания, — он становится булавовидным, его центральные клетки паренхиматизируются, меристема, покрывающая тонким слоем эту паренхиму, не имеет зональности. Конус нарастания с таким строением уже не образует зачатков настоящих листьев и под ним начинает формироваться ось соцветия (Заблуда, 1939; Филипсон, 1947, 1949; Lawalrée, 1948; Савченко, 1952; Bersillon, 1955; Куперман, 1955, 1961а, 1961б; Bonnand, 1959; Lance et Rondet, 1959; Chabot-Jacquety, 1960; Кружилин и Шведская, 1960, и др.). У космеи такое строение конуса нарастания наблюдается при появлении 4—5-й пары листьев. Однако сильное увеличение конуса нарастания происходит еще в период развития второй пары листьев, заложению которой предшествует и нап-



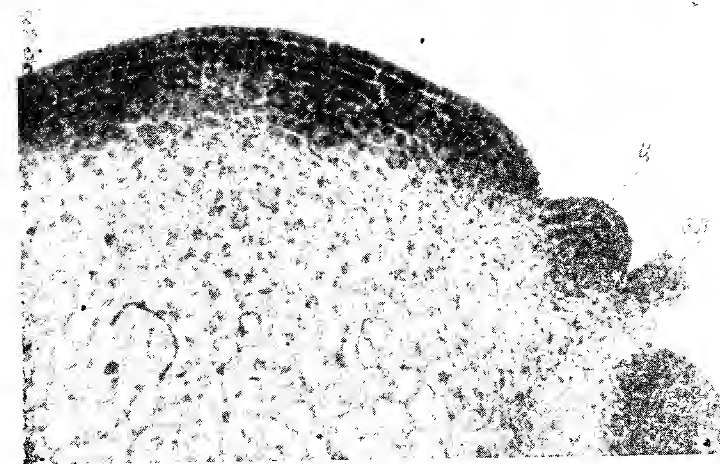


Рис. 6. Строение генеративной верхушки побега космеи с пятью парами листьев (*А*), то же при большом увеличении (*Б*).
— листочки обвертки, *з.л* — зачаток прицветного листа; *ц* — зачаток цветка.

более продолжительное время (см. таблицу). Позже, при заложении 5—6-й пары листьев, конус нарастания еще раз заметно увеличивается, хотя меньше, чем при появлении второй пары. Для кукурузы было установлено весьма плавное увеличение размера конуса нарастания и уменьшение пластохрона (Abbe a. Phinney, 1951; Abbe, Phinney a. Baer, 1951). Заслуживает внимания факт, что уже при появлении второй пары листьев конус нарастания достигает максимальной ширины; в дальнейшем его увеличение связано с увеличением числа клеток по его продольной оси. На эту закономерность при анализе других видов растений обратил внимание Г. Г. Коломыцев (1961).

По Куперман (1955, 1961а, 1961б), растения весь период образования листьев находятся на одном — втором — этапе органогенеза. Однако необходимо иметь в виду, что у одних видов первые зачатки листьев имеются уже у зародыша семени, у других они возникают лишь в процессе его прорастания. Поскольку питание молодого растения на первых этапах прорастания гетеротрофное и только после позеленения семядолей становится автотрофным, следует, соответственно этим двум периодам жизни растения, выделять и два этапа органогенеза; листья, возникающие на этих разных этапах, отличаются по своей морфологии (Millington a. Fisk, 1956; Кондратьева-Мельвиль, 1961). Затем есть основания предполагать, что значительное разрастание конуса нарастания благодаря увеличению его ширины свидетельствует о переходе растения в новый этап органогенеза. Растения еще могут продолжать образовывать листья (Коломыцев, 1961), но пластохрон после этих изменений заметно уменьшается (см. таблицу).[1]

Одним из хороших показателей, по которому можно судить об этапе органогенеза растения, являются темпы появления листьев. По нашим наблюдениям, наибольшее время предшествовало появлению первой пары листьев, в этот период у проростков совершалось развитие корневой системы, разрастание конуса нарастания, заложение второй пары листьев. Длительный период предшествовал и появлению пятой пары листьев, рост которой был задержан заложением цветочных бугорков.

Наши наблюдения не подтверждают точки зрения Грегуара и его последователей и позволяют присоединиться к взглядам тех анатомов, которые полагают, что при переходе в репродуктивную фазу вегетативная верхушка побега перестраивается в цветочную и что они обе представляют собой только различные формы роста одной верхушечной меристемы (Philipson, 1949; Esau, 1953; Guttenberg, 1960; Clowes, 1961). Структурные изменения, приводящие к образованию генеративного конуса нарастания, совершаются на протяжении продолжительного времени. Под влиянием изменения метаболизма растения при переходе его в репродуктивную фазу изменяются темпы и ритм деления, дифференциация клеток всей меристемы конуса нарастания; изменяются и процессы органогенеза. Очевидно, «растения проходят последовательные этапы онтогенеза во взаимодействии всех своих частей и органов» (Чайлахян, 1958).

ЛИТЕРАТУРА

Баранецкий И. В. (1897). Образование постоянных тканей в вегетационных верхушках однодольных растений. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 15. — Василевская В. К. и Е. А. Кондратьева. (1958). О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега. Пробл. бот., 3. — Гуляев В. А. (1958). Некоторые данные о развитии верхушечных меристем пшеницы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. Сб. Пушкинск. лабор., 1. — Гуляев В. А. (1961). Некоторые данные о развитии верхушечных меристем. В сб.: Морфогенез растений, 2. — Заб-

[1] При обсуждении этой статьи на заседании общества естествоиспытателей природы при Ленинградском университете 24 IV 1962 М. Ф. Данилова и Р. Т. Протасевич сообщили, что они также наблюдали уменьшение пластохрона в конце вегетативной фазы у бобовых и злаков.

луда Г. В. (1939). О фазах формирования генеративных органов у пшениц. ДАН СССР, 23, 4. — Коломыцев Г. Г. (1961). Условия образования соцветия. В сб.: Морфогенез растений, 2. — Кондратьева Е. А. (1955). О строении верхушки вегетативного побега покрытосеменных. Вест. Ленингр. унив., 1. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. журн., 11. — Кружилин А. С. и З. М. Шведская. (1960). Дифференциация точки роста у двухлетников-корнеплодов. Физиолог. раст., 7. — Куперман Ф. М. (1955). Этапы формирования органов плодоношения злаков. — Куперман Ф. М. (1961а). Теория индивидуального развития и пути управления природой организма. — Куперман Ф. М. (1961б). Современное состояние и очередные задачи морфологии растений. В сб.: Морфогенез растений, 2. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Первухина Н. В. (1957а). Стробильная теория происхождения цветка и ее критика. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 4. — Первухина Н. В. (1957б). Роль теломной теории в развитии взглядов на цветок покрытосеменных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 17. — Радкевич О. Н. (1939). О принципах развития проводящего аппарата растений. Диссерт. ЛГУ. — Савченко М. И. (1952). О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 7. — Чайлахян М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений. — Яценко-Хмелевский А. А. (1938). Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии вегетативных органов. Бот. журн., 3. — Abbe E. a. B. Phinney. (1951). The growth of the shoot apex in maize: external features. Amer. J. Bot., 38, 9. — Abbe E., B. Phinney a. D. Baer. (1951). The growth of the shoot apex in maize: internal features. Amer. J. Bot., 38, 9. — Bergann F. (1955). Zur Theorie des angiospermen Vegetationspunktes und der Peridermbildung. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 68. — Bersillon G. (1951). Sur le point végétatif de *Papaver somniferum* L. C. R. Sci., 232 : 2470. — Bersillon G. (1955). Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des Dicotylédones herbacées. Ann. sci. Natur. Bot., 16. — Bonnand J. (1959). Transformation de l'apex végétatif de *Nicotiana tabacum* L. en apex inflorescentiel. C. r. Acad. sci., 248, 8, 1209. — Buvat R. (1952). Structure, evolution et fonctionnement du méristème apical de quelques dicotyledons. Ann. sci. Natur. Bot., 13, 2. — Buvat R. (1955). Le méristème apical de la tige Année biol. 31, 9–12. — Camefort M. (1956). Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez qulques Gymnosperms. Ann sci. Natur. Bot., 17. — Catesson A. (1953). Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif d'une Monocotylédone: *Luzula Pedemontana* Boiss. et Reut. Ann. sci. Natur. Bot., 14. — Chabot-Jacquety Y. (1960). Etude du méristème apical de *Rumex obtusifolius* DC. aux différentes phases du développement. C. r. Acad. sci., 250, 8, 1540. — Clowes F. (1961). Apical meristems. Bot. monogr., 2. — Esau K. (1953). Plant anatomy. — Esau K. (1960). Anatomy of seed plants. — Foster A. (1939). Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. Bot. Rev. 5, 8. — Foster A. (1949). Practical plant anatomy. — Foster A. a. E. Gifford. (1959). Comparative morphology of vascular plants. — Gifford E. (1954). The shoot apex in angiosperms. Bot. Rev. 20, 8. — Grégoire V. (1935). Donnees nouvelles sur la morphogenèse de láxe feuillé dans les Dicotylées C. R. Acad. sci., Paris, 200 : 1127. — Grégoire V. (1938). La morphogenèse et l'autonomie morphologie de l'appereil floral. I. Le carpelle. La Cellule, 47 — Guttenberg H. (1960). Grundzüge der Histogenese höberer Pflanzen. I. Die Angiospermen. — Hagemann W. (1960). Kritische Untersuchungen über die Organisation des Sproßscheitels dikotyler Pflanzen. Österr. bot. Z., 107, 3—4. — Hanstein J. (1868). Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festscht. Niederrhein. Gesell. Natur. u. Heilkunde. — Hanstein J. (1870). Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. Bot. Abhandl. aus dem Gebiet der Morph. u. Physiol. 1. — Hofmeister W. (1851). Vergleichende Untersuchung der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung der höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. — Hofmeister W. (1857). Beitrage zur Kenntniss der Gefässkryptogamen Abh. Kön. Säch. Ges. Wiss., 3. — Jentsch R. (1957). Untersuchungen an den Sproßvegetationspunkten einiger Saxifragaceen. Flora, 144. — Johnson M. (1951). The shoot apex in Gymnosperms. Phytomorph., 1,3—4. — Kaufman P. (1959). Development of the shoot of *Oryza sativa* L. 1. The shoot apex. Phytomorph., 9, 3. — Lance A. (1952). Sur la structure et la functionnment du point végétatif de *Vicia faba* L. Ann. sci. Natur. Bot., 11, 13. — Lance A. (1954). Répartition de l'acide ribonucléique dans les meristémes apicaux de deux Composées. C. R. Acad. sci., 239, 1238. — Lance-Nougarède A. (1960). Ontogénie du méristème végétatif principal et des méristèmes latèraux reproducteurs chez *Veronica teucrium* L. (Scrophulariacées). C. r. Acad. sci., 250, 15, 2748. — Lance A. et P. Rondet. (1959). Ontogénie du méristème apical de *Primula malacoides* Franch. depuis la germination jusqu'à l'edification de l'inflorescence. C. r. Acad. sci., 249, 5. — Lawalrée A. (1948). Histogénése florale et végétative chez quelques Composées. La Cellule, 52, 2. — Louis J (1935). L'ontogénèse du système conducteur dans la pausse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes. La Cellule, 44. — Magin N. (1959—1960). Evolution de l'apex d'une plante bisannuelle:

Daucus carota L. Rev. cytol. et biol. végét., 21, 4. — Millington W. a. E. Fisk. (1956). Shoot development in *Xanthium pennsylvanicum* L. Amer. J. Bot., 43, 9. — Nägeli G. (1858). Das Wachstum des Stammes und der Wurzel und die Anordnung der Gefässtränge im Stengel. Beitr. Wiss Bot., 1. — Philipson W. (1946). Studies in the development of inflorescence. Ann. Bot., 10, 39. — Philipson W. (1947). Studies in the development of inflorescence. Ann. Bot., 11, 43. — Philipson W. (1949). The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. Biol. Rev., 24, 1. — Plantefol L. (1947). Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. Rev. Gén. Bot., 54. — Popham R. (1951). Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. Ohio. J. Sci., 51. — Popham R. (1958). Cytogenesis and zonation in the shoot apex of *Chrysanthemum morifolium*. Amer. J. Bot., 45. — Popham R. (1960). Variability among vegetative shoot apices. Bull. Torrey Bot. Club, 87, 2. — Reeve R. (1948). The «Tunica-corpus» concept and development of shoot apices in certain Dicotyledons. Amer. J. Bot., 35. — Schmidt A. (1924). Histologische Studien an Phanerogamen Vegetations-punkten. Bot. Arch., 9. — Sharman B. (1945). Leaf and bud initiation in the gramineae. Bot. Gaz., 106. — Tribot R. (1961). Le point végétatif du *Cryptomeria japonica* Don. phyllotaxie et vascularisation des axes épicotylés. Rev. cytol. et biol. végét., 23, 1. — Wardlaw C. (1953). Comparative observations on the shoot acices of vascular plants. New Phytologist, 52, 3. — Wardlaw C. (1957). On the organization and reactivity of the shoot apex in vascular plants. Amer. J. Bot., 44, 2. — Wardlaw C. (1960). The inception of shoot organization. Phytomorph., 10, 2.

Ленинградский
государственный университет
им. А. А. Жданова.

THE CHANGES IN THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE SHOOT APEX DURING ONTOGENESIS IN *COSMOS BIPINNATUS* CAV.

By V. K. Vasilevskaya

SUMMARY

The increase in size of the vegetative cone is observed during the ontogenesis of *Cosmos bipinnatus*. At first it increases in diameter, especially, at the time of development of the second pair of leaves; after that the plastochron of the subsequent leaves is reduced significantly. After the initiation of five or six pairs of leaves the vegetative cone becomes elongated.

It is only from this moment that the transition of the plant to the generative stage is generally recognized. However, the structural changes leading to the initiation of the generative cone in *C. bipinnatus* begin much earlier, from the time of swelling of seed.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 11

Т. А. Глаголева

О ФОТОСИНТЕЗЕ РАСТЕНИЙ ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА ВОСТОЧНОГО ПАМИРА

С 5 рисунками

(Получено 10 V 1962)

Введение

В эколого-физиологических исследованиях фотосинтеза растений различных ботанико-географических зон большой интерес представляет изучение особенностей этого процесса в горных областях. Основной круг вопросов, рассматриваемых в таких исследованиях, связан, с одной стороны, с определением максимальных величин фотосинтеза у различных видов горных растений, а, с другой — с выяснением специфического влияния факторов среды в условиях гор на ассимиляционную деятельность.

В холодных пустынях высокогорий Восточного Памира в течение многих лет комплексные исследования физиологических особенностей горных растений проводились Памирской биологической станцией Академии наук Таджикской ССР и Лабораторией экологии и физиологии фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР.

В работах О. В. Заленского (1941, 1944, 1949, 1955) и Л. А. Филипповой (1959) был изучен фотосинтез растений субальпийского пояса, обитающих на высотах, не превышающих 4000 м над ур. м. Представляло интерес провести аналогичную работу на растениях, произрастающих на большей высоте в еще более суровых условиях обитания.

В настоящем сообщении излагаются результаты исследований фотосинтеза растений верхней части альпийского пояса, распространенных на высоте 4780 м над ур. м.

I. Условия, объекты и методы работы

Древний ледниковый цирк, где проводились исследования, расположен у подножия вершины Зор-Чечекты. Центральная часть цирка имеет вид сравнительно плоской террасы, образованной моренными отложениями. Почвы слабосформированные, в основном, щебнисто-каменистые.

Отличительной особенностью климата изучаемого микрорайона является прежде всего полное отсутствие безморозных дней на протяжении всего периода вегетации, причем, как правило, в первые и последние дни вегетации заморозки длятся более половины суток (Кишковский, 1950). Ночью минимальная температура на поверхности почвы в это время достигает —8—12°. Наиболее высокая температура в течение вегетации приходится, как правило, на середину июля—начало августа, когда среднесуточная температура воздуха достигает 10—15°.

Другой особенностью климата этого района, так же как и долин, расположенных ниже, является низкое содержание CO_2 в воздухе. В соответствии с литературными данными о концентрации CO_2 в воздухе в условиях субальпийского пояса (Благовещенский, 1935; Баранов, 1940; Заленский, 1941, 1944; Леонов и Успенская, 1944), по нашим определениям, эта величина составляла 0.20—0.40 мг/л воздуха или 0.010—0.020%.

В связи с исключительной прозрачностью и сухостью воздуха интенсивность освещения в высокогорьях достигает очень высоких значений. По нашим измерениям, в ясные солнечные дни, между 11 и 13 часами она достигала 150 тыс. люксов.

В отношении обеспеченности влагой растения верхней части альпийского пояса находятся в более благоприятных условиях по сравнению с растениями, распространенными в расположенных ниже долинах. Горизонт почвы от 0 до 30 см наиболее насыщен водой, что связано с близким расположением и таянием снежников. Максимальное содержание влаги в почве, по определениям Н. Н. Измайловой, наблюдается в весенние месяцы и достигает 30—35% на сухой вес почвы.

В связи с хорошими условиями водоснабжения представители типичной пустынной растительности холодных пустынь высокогорий в исследуемом районе почти отсутствуют. Исключение составляет полукустарничек *Ajania tibetica* H. Krasch., образующий ассоциации на сухих повышенных участках моренной террасы вместе с травянистыми растениями (*Potentilla pamiroalaica* Juz., *Oxytropis immersa* [Baker] Bge.), имеющими подушковидную форму.

На увлажненных местах, по понижениям террасы и склонам цирка распространены ассоциации растения-подушки *Sibbaldia tetrandra*.

Вдоль ледниковых протоков распространены луговины, образованные *Carex pseudo-foetida*, *C. melanantha* и *Primula moorkroftiana*.

Объектами исследования были выбраны эдификаторы криофильной растительности, обитающие на луговинках, осыпях и склонах, а также на сухих повышенных участках моренной террасы.

С луговинок с достаточным увлажнением нами исследовались травянистые многолетники разнотравья: *Erigeron heterochaeta* (Bentch.) Botsch., *Leontopodium ochroleum* Beauvd., *Swertia marginata* Schrenk, *Saxifraga hirculus* L., *Ranunculus rufosepalus* Frach., *Primula moorkroftiana* Wall., *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bge. Из злаков с луговинок изучался *Stilphonophleum anthoxanthoides* Rgl., из осок — *Carex melanantha* C. A. M. и *C. pseudofoetida* Kuk.

Из растительных группировок, распространенных по увлажненным склонам и осыпям, исследовались травянистые многолетники: *Waldheimia glabra* Kar. et Kir., *Lloydia serotina* (L.) Rchb., *Hymenolaena nana* Rupr., *Saussurea glacialis* Herd., *Chorispora macropoda* Trautv., *Parrya excapa* CAM., *Colpodium leucolepis* Nevski, суккулентное растение — *Rhodiola pamiroalaica* Boriss., растения-подушки — *Androsace pavlovskyi* Ovcz. и *Sibbaldia tetrandra* Bge.

Из растительных группировок более сухих, покрытых мелкоземом склонов, брались травянистые многолетники *Potentilla pamiroalaica* Juz. и *Oxytropis immersa* (Baker) Bge., а также полукустарничек *Ajania tibetica* H. Krasch., в местных условиях приобретающие подушковидную форму.

Исследования интенсивности фотосинтеза были проведены не при естественных концентрациях углекислоты, а при повышенном ее содержании. В физиологической литературе такая интенсивность фотосинтеза, когда углекислота не является ограничивающим фактором, называется потенциальной интенсивностью фотосинтеза. В тех случаях, когда и другие факторы, помимо углекислоты, — свет, влага — находятся в оптимуме и устьица открыты, представляется возможным определить величину максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза. Определяя интенсивность фотосинтеза в состоянии насыщения этого процесса по углекислоте, мы получаем хорошо сравнимые результаты для разных видов растений и более отчетливо можем выявить зависимость интенсивности ассимиляции от освещения, температуры, влажности воздуха и других факторов. Характеристика фотосинтеза по величине его потенциальной интенсивности находит широкое применение в эколого-физиологических исследованиях. Проведенные за последние годы определения потенциальной интенсивности фотосинтеза в различных ботанико-географических зонах нашей страны (Филиппова, 1959; Заленский и др., 1961; Захарьянц, 1961) дали возможность охарактеризовать значительное число видов растений и составить общее представление об их способности осуществлять фотосинтез в оптимальных условиях (Заленский, 1961).

В нашей работе фотосинтез листьев памирских растений определялся радиометрическим методом, описанным О. В. Заленским, О. А. Семихатовой и В. Л. Вознесенским (1955). Принцип метода заключается в том, что через герметическую камеру с листьями растений прокачивается воздух, содержащий смесь обычной и меченой углекислоты в концентрации, насыщающей фотосинтез (от 1 до 0.3%). Удельная активность $C^{14}O_2$ в наших определениях составляла 0.5 m C/л CO_2.

Расчет интенсивности фотосинтеза производится по количеству радиоактивного углерода, поглощенного листьями за время опыта.

Определения фотосинтеза проводились нами между 9.30 и 16.30 час., в период активной ассимиляции растений.

Определения сопровождались регистрацией интенсивности освещения, температуры в припочвенном слое воздуха и в листовой камере. Температуру в камере мы стремились по возможности приблизить к температуре воздуха у поверхности почвы. При изучении зависимости скорости ассимиляции от интенсивности освещения фотосинтез определялся для каждого растения при 5—6 различных интенсивностях света, начиная от полного солнечного и кончая освещением в 1.5—4% от полного солнечного.

Всего было сделано около 600 определений, которые позволили нам: 1) проследить изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза в течение дня и вегетационного периода; 2) определить зависимость фотосинтеза ряда видов от интенсивности освещения; 3) найти максимальную потенциальную интенсивность фотосинтеза у изученных видов; 4) провести сопоставление величин максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза у одних и тех же видов растений, произрастающих на разных высотах.

II. Результаты исследования

1. Дневные и сезонные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза

Кривые дневных изменений ассимиляции у горных растений, так же как и у растений других климатических зон, имеют одновершинную, двухвершинную или многовершинную форму. Отличительной особенностью фотосинтеза многих растений горных областей являются более резко выраженные изменения в его дневном ходе. Форму кривой дневных изменений фотосинтеза почти никогда не удается связать с изменениями факторов внешней среды (света, температуры, концентрации CO_2, влажности воздуха). Непосредственное воздействие этих факторов далеко не всегда определяет дневной ход фотосинтеза. Большее влияние на дневные изменения фотосинтеза оказывает последействие климатических факторов, а у высокогорных растений — особенно последействие температуры (Филиппова, 1959).

Дневные изменения ассимиляции в наших опытах, прослеженные на 10 видах растений, также выражены четко, причем кривая этих изменений имеет одновершинную или реже двухвершинную форму (рис. 1—3). Дневной максимум потенциальной интенсивности фотосинтеза наступает обычно в 11—13 час., т. е. в более позднее время, чем у растений, произрастающих в субальпийском поясе высокогорий Памира, на высоте 3860 м, где максимум фотосинтеза обычно наблюдается в 9—11 час.

Л. А. Филипповой (1959) было показано, что заморозки в ночь, предшествующую определению, не только снижают интенсивность фотосинтеза, но и смещают его дневной максимум на более поздние часы дня. При изучении дневных изменений фотосинтеза в различное время вегетации растений такое же смещение дневного максимума было отмечено и осенью, когда температура в ночное время понижена по сравнению с летними месяцами (Филиппова, 1959). В свете этих данных, различия во времени наступления дневного максимума потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений, произрастающих на разных высотах, объясняется последействием более сильного понижения температуры в ночное время на большей высоте. Прослеживая связь дневных изменений потенциальной интенсивности фотосинтеза с факторами внешней среды (рис. 1—3), более или менее отчетливую корреляцию в наших определениях удается установить только с интенсивностью освещения. При сильно изменяющейся освещенности (из-за нередко наступающей облачности) форма кривой дневного хода фотосинтеза часто определялась ее интенсивностью. Снижение освещения в большинстве случаев вызывает значительное снижение фотосинтеза.

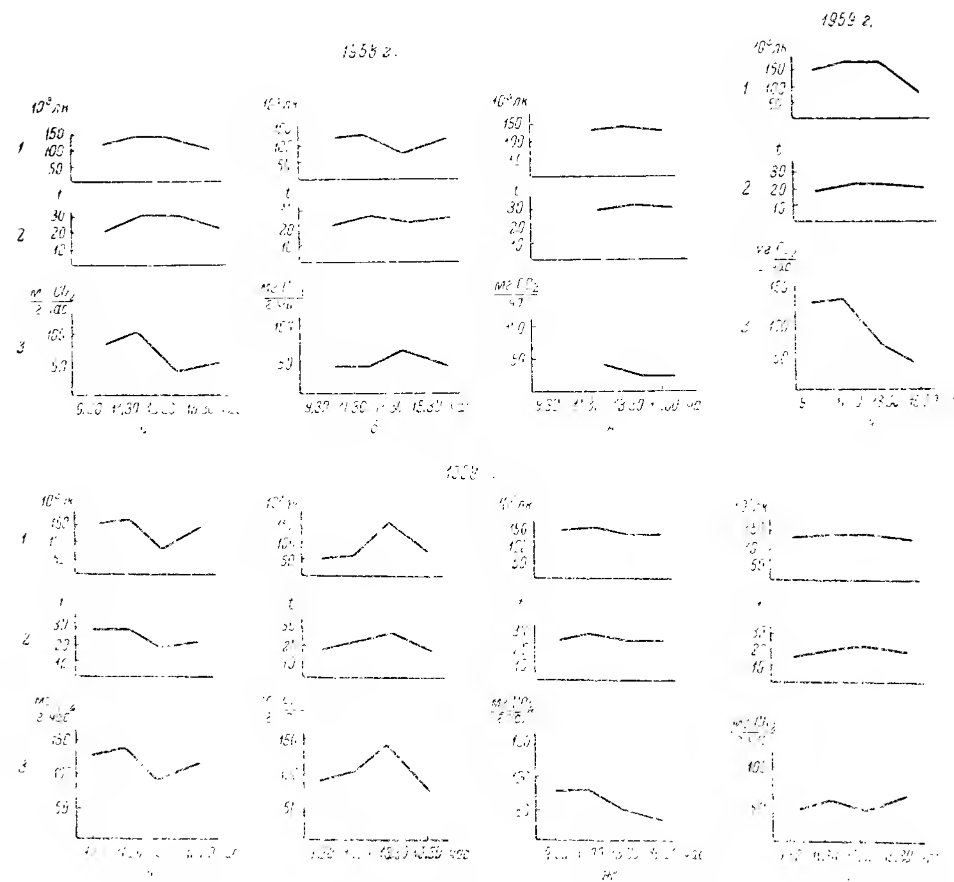


Рис. 1. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза у *Chorispora macropoda* в 1958 г. (*а—в*) и в 1959 г. (*г—з*).

1 — интенсивность освещения в люксах; *2* — температура в камере; *3* — интенсивность фотосинтеза; *а* — конец цветения (14 VIII); *б* — плодоношение (27 VIII); *в* — конец вегетации (4 IX); *г* — вегетация (7 VII); *д* — цветение (27 VII); *е* — начало плодоношения (2 VIII); *ж* — плодоношение (17 VIII); *з* — конец вегетации (1 IX).

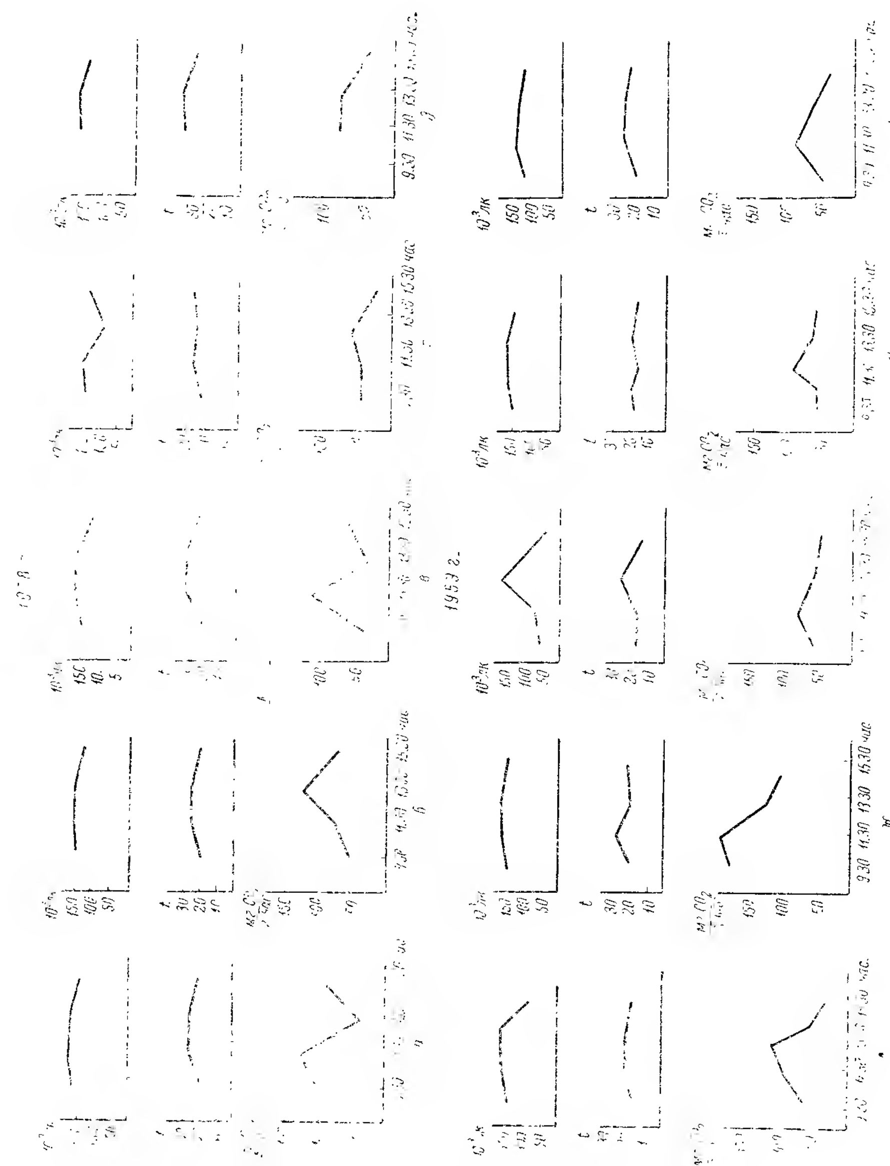


Рис. 2. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза у [illegible] в 1958 г. (*а—в*) и в 1959 г. (*г—з*).

1 — интенсивность освещения в люксах; *2* — температура в камере; *3* — интенсивность фотосинтеза; *а* — вегетация (4 VIII); *б* — [illegible]; *в* — [illegible] (14 VIII); *г* — плодоношение (27 VIII); *д* — конец вегетации (6 IX); *е* — вегетация (7 VII); *ж* — конец цветения (27 VII); *з* — плодоношение (2 VIII); *и* — [illegible] (17 VIII); *к* — конец вегетации (21 VIII).

Однако наблюдаемое у многих видов снижение интенсивности фотосинтеза во второй половине дня далеко не всегда соответствует изменению освещенности в это время. Кроме того, иногда в наших опытах наблюдалась дневная депрессия фотосинтеза, по времени совпадающая с наибольшей освещенностью. По-видимому, снижение фотосинтеза в полуденные часы объясняется перегреванием листьев. Эти данные свидетельствуют о том,

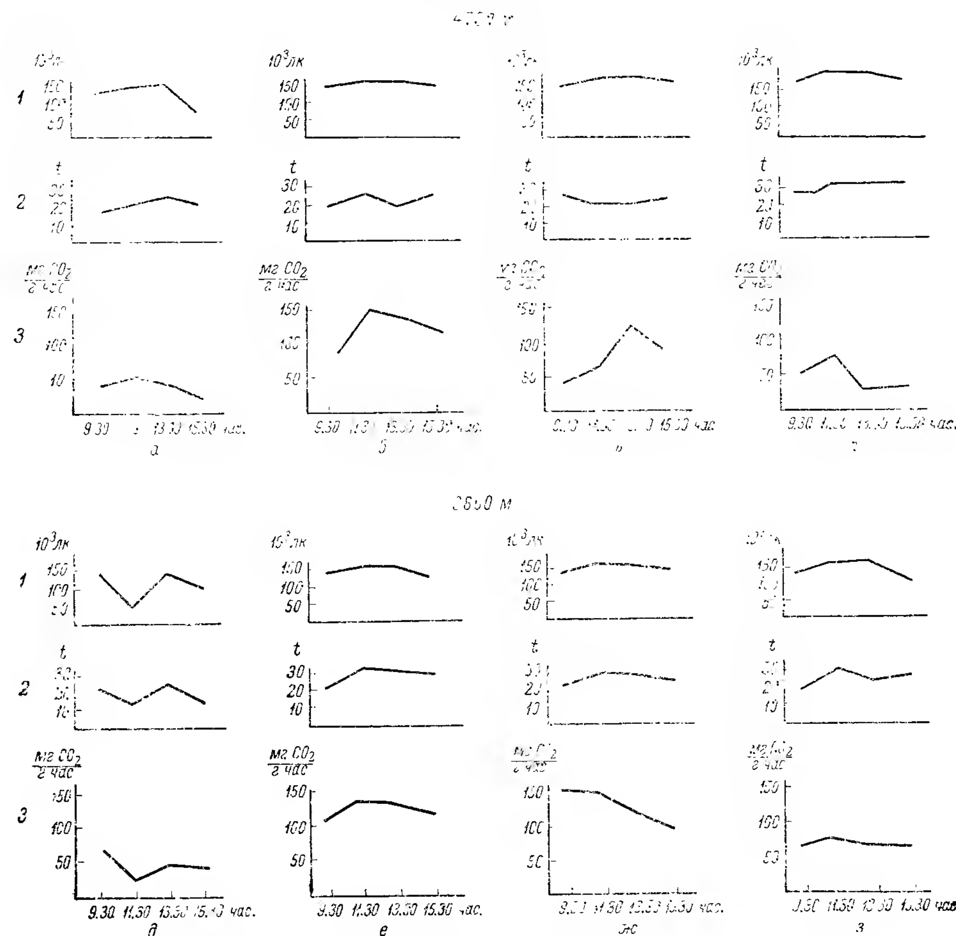


Рис. 3. Дневные изменения интенсивности фотосинтеза у *Oxytropis immersa* на различных высотах.

1 — интенсивность освещения в люксах; *2* — температура в камере; *3* — интенсивность фотосинтеза; высота 4780 м: *а* — вегетация (2 VII); *б* — цветение (27 VII); *в* — плодоношение (10 VIII); *г* — плодоношение (17 VIII); высота 3860 м: *д* — вегетация (11 VII); *е* — плодоношение (30 VII); *ж* — плодоношение (31 VII); *з* — конец плодоношения (26 VII).

что прямая связь между фотосинтезом и освещенностью далеко не всегда имеет место в естественных условиях обитания растений.

Сезонные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза (по его максимальным значениям за день) выражены четко у всех исследованных видов, что находится в связи с особенностями биологии растений верхней части альпийского пояса. Большинство растений проходит в этих условиях весь цикл развития за 80—90 дней (Кишковский, 1950). Максимальные потенциальные интенсивности фотосинтеза отмечены у них в период бутонизации и цветения. Так же как и для растений субальпийского пояса, период максимального фотосинтеза не совпадает с самым теплым временем лета.

Сезонные изменения дневных максимумов потенциальной интенсивности фотосинтеза были одинаковыми в оба года исследования, однако абсолютные величины этого показателя в 1959 г. вследствие более благоприятного температурного режима у большинства изученных растений оказались несколько выше, чем в 1958 г. Только у *Potentilla pamiroalaica* в 1959 г. отмечена меньшая скорость ассимиляции. Это объясняется тем, что наряду с повышенной температурой, отличительной особенностью летних месяцев 1959 г., являлась значительная почвенная засуха, и лапчатка сильнее других растений испытывала недостаток влаги.

Из представленных выше данных следует, что сезонные изменения фотосинтеза тесно связаны с особенностями цикла развития растения и с условиями увлажнения, характерными для местообитания того или иного вида.

2. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от напряженности освещения

Одной из причин высоких интенсивностей фотосинтеза у горных растений, по мнению большинства исследователей (Bonnier, 1898, цитир. по Заленскому, 1944; Henrici, 1919; Mönch, 1937), является повышенная освещенность в горах и своеобразный качественный состав света, более богатый лучами красной части спектра, а также ультрафиолетовыми лучами по сравнению со светом, доходящим до уровня моря.

По представлениям Писека (Pisek, 1960), растения в высокогорных областях, хорошо используя высокую освещенность, могут компенсировать этим относительно короткий вегетационный период.

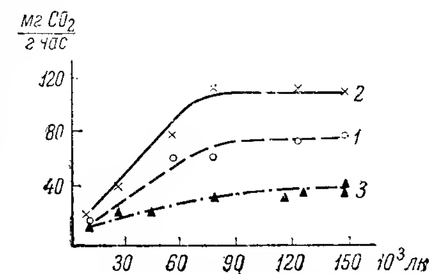


Рис. 4. Зависимость интенсивности фотосинтеза *Waldheimia glabra* от напряженности освещения (1959 г.).

1 — вегетация; *2* — цветение; *3* — плодоношение. *По оси абсцисс* — освещенность в люксах.

Специально проведенное в экспериментальных условиях изучение зависимости фотосинтеза различных по экологии памирских растений субальпийского пояса от интенсивности освещения подтвердило литературные данные о крайнем светолюбии горных растений (Mönch, 1937, Cartellieri, 1940; Tranquillini, 1955; Филиппова, 1959). Среди исследованных нами видов субальпийского пояса были обнаружены растения, которые с увеличением освещенности вплоть до полного солнечного непрерывно увеличивают ассимиляцию. У других растений зависимость фотосинтеза от света выражалась обычной кривой с насыщением, однако зона насыщения фотосинтеза светом лежит при больших интенсивностях освещения (порядка 75—90 тыс. люксов), чем у большинства растений, произрастающих в условиях равнин.

На рис. 4 и 5 приведены некоторые кривые зависимости фотосинтеза от напряженности освещения для растений верхней части альпийского пояса. Из этих рисунков видно, что растения верхней части альпийского пояса так же, как и растения субальпийского пояса, относятся к крайне светолюбивому типу. Характер зависимости интенсивности фотосинтеза от света для всех 10 изученных альпийских видов однотипен и выражается кривыми «насыщения». Насыщающая интенсивность света лежит в пределах 75—90 тыс. люксов, что составляет примерно 50—60% от полного солнечного освещения. Перелом кривой происходит при интенсивностях освещения, значительно более высоких, чем у большинства равнинных растений. У всех видов, за исключением *Leontopodium ochroleum*, в оба года исследования не наблюдалось подавления фотосинтеза светом боль-

ной интенсивности. Однако и на это растение сильный свет оказывает угнетающее действие лишь косвенно: отделенные от растения листья *L. ochroleum* быстро теряют тургор, особенно при повышении температуры.

Исследование зависимости фотосинтеза от освещения на разных этапах вегетации растений выявило значительные различия отдельных видов в этом отношении. Для ряда растений — *Erigeron cheterogochaeta*, *Primula moorkroftiana* и *L. ochroleum* — световые кривые в разные фазы развития одинаковы. У других растений — *Saussurea glacialis*, *Waldheimia glabra*, — к концу вегетации снижается степень подавления фотосинтеза при одном и том же затемнении. Так, в начальные фазы вегетации скорость ассимиляции у этих растений при освещении, равном 7% от полного солнечного, составляет 30—35% по отношению к интенсивности фотосинтеза без затемнения, тогда как к концу вегетации при этой же освещенности интенсивность фотосинтеза равняется 50% от контроля. Таким образом, молодые листья оказываются более чувствительными к снижению интенсивности освещения.

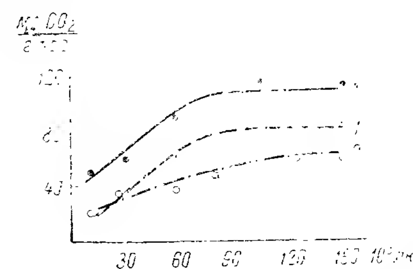


Рис. 5. Зависимость интенсивности фотосинтеза *Saussurea glacialis* от напряженности освещения.

1 — начало плодоношения 1958 г.; *2* — плодоношение 1958 г.; *3* — цветение 1958 г. По оси абсцисс — освещенность в люксах.

Смещения светового насыщения фотосинтеза в сторону более низких интенсивностей освещения к концу вегетации, указанного Гесснером (Gessner, 1938) и Томасом и Хиллом (Thomas a. Hill, 1949), в наших опытах не наблюдалось.

В связи с тем, что по мере увеличения высоты над уровнем моря напряженность освещения возрастает, можно было бы предполагать большую адаптированность к свету растений, произрастающих на большей высоте. Однако сравнение световых кривых для одних и тех же видов растений (*Primula algida*, *Tanacetum xylorrhizum*, *Swertia marginata* и *Potentilla pamiroalaica*), растущих на высотах 3860—4780 м, не обнаруживает существенных различий.

Таким образом, при сравнении растений одних и тех же видов, обитающих на разных высотах (по абсолютному значению превышающих 3000 м), не наблюдается увеличения степени их светолюбия с увеличением высоты произрастания.

3. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза

В исследованиях, посвященных изучению особенностей фотосинтеза растений в горных областях, обычно указывается на стимулирующее влияние горного климата на их ассимиляционную деятельность (Bonnier, 1888 г.; Henrici, 1919; Благовещенский, 1935; Mönch, 1937; Cartellieri, 1940; Заленский, 1941, 1947, 1949; Tranquillini, 1955; Сапожникова, 1958, и др.). Полученные в горах величины максимальной интенсивности фотосинтеза при естественной концентрации углекислоты в несколько раз превышающие скорость ассимиляции у равнинных растений, представляют наивысшие значения, когда-либо наблюдавшиеся в других климатических условиях земного шара.

Однако наряду с растениями, характеризующимися очень высокой интенсивностью фотосинтеза, в горных странах встречаются виды с низкой скоростью ассимиляции (Cartellieri, 1940). По мнению О. В. Заленского (1954), дифференциация на виды с высоким и низким уровнем фотосинтеза в высокогорьях и пустынях оказывается более резкой, чем в других климатических зонах земного шара.

Определение интенсивности фотосинтеза в наших опытах проводилось, в отличие от цитированных выше работ, при повышенной концентрации углекислоты. В связи с этим мы были ограничены в возможности проводить сравнение полученных нами данных с литературными источниками. Максимальные значения потенциальной интенсивности фотосинтеза, сведенные в табл. 1, выбирались нами из 6—7 суточных ходов фотосинтеза в разные периоды вегетации растений в различные годы исследования. Обращают на себя внимание значительные различия между видами по этому показателю. Наряду с видами, максимальная величина потенциальной интенсивности фотосинтеза которых составляет около 200 мг CO_2/г час (*Primula algida*, *P. moorkroftiana*, *Swertia marginata*), встречаются виды, у которых интенсивность фотосинтеза не превышает 40—60 мг CO_2/г час (*Stilpnophleum anthoxanthoides*, *Sibbaldia tetrandra*). Максимальную величину потенциальной интенсивности фотосинтеза не удается связать с экологическими условиями обитания растений как

ТАБЛИЦА 1

Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза у некоторых видов растений верхней части альпийского пояса Восточного Памира (1958—1959 гг.)

Вид	Местообитание	Интенсивность фотосинтеза (в мг CO_2 на 1 г сухого веса в час)
Primula algida	Луговинки с достаточным увлажнением	185,0—212,0
P. moorkroftiana	То же	140,0—196,0
Swertia marginata	» »	174,0—192,0
Saussurea glacialis	Осыпи	123,0—179,0
Oxytropis immersa	Пустынные участки	149,0—165,0
Oxygraphis glacialis	Луговинки с достаточным увлажнением	163,0*
Lloydia serotina	Открытые участки с недостаточным увлажнением	135,0*
Chorispora macropoda	То же	102,0—134,0
Hymenolaena nana	» »	132,0*
Leontopodium ochroleum	Луговинки с достаточным увлажнением	124,4—126,0
Erigeron heterochaeta	То же	119,0—124,0
Tanacetum xylorrhizum	Пустынные участки	83,8—116,0
Potentilla pamiroalaica	» »	111,5—115,0
Parrya excapa	Открытые участки с недостаточным увлажнением	81,8—105,0
Saxifraga hirculus	Луговинки с достаточным увлажнением	7[illegible],8—103,0
Waldheimia glabra	Открытые участки с недостаточным увлажнением	83,3—102,0
Ranunculus rufosephalus	Луговинки с достаточным увлажнением	99,8*
Carex melananthа	То же	70,8—95,8
C. pseudo-foetida	» »	85,2*
Rhodiola pamiro-alaica	Открытые участки с недостаточным увлажнением	62,4—91,7
Colpodium leucolepis	То же	[illegible]—84,2
Androsace parlowskyi	» »	8[illegible]*
Sibbaldia tetrandra	» »	47,8—62,6
Stilpnophleum anthoxanthoides	Луговинки с достаточным увлажнением	5[illegible],7—[illegible]

* Данные за 1 год.

среди растений с высокой ассимиляцией, так и среди видов с низкими интенсивностями фотосинтеза, имеются представители и луговой, и пустынной растительности.

По-видимому, максимальная величина потенциальной интенсивности фотосинтеза в большей степени зависит от систематического положения отдельных видов. Действительно, виды из одного рода и семейства имеют малые отличия по величинам исследуемого показателя. Иллюстрацией этого могут служить виды рода *Primula* и различные представители семейства *Gramineae*.

Полученные нами данные обнаруживают большое сходство с результатами исследования Филипповой (1959), выполненного тем же методом на 16 видах дикорастущих растений субальпийского пояса Памира. Так же как и у растений верхней части альпийского пояса, она обнаружила большое разнообразие потенциальных величин фотосинтеза у растений субальпийского пояса. Величины максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза у близких в систематическом отношении групп имеют сходные значения в обоих растительных поясах.

Попытки наметить закономерности в изменениях потенциальной интенсивности фотосинтеза в зависимости от занимаемого растениями места в филогенетической системе предприняты для растений жарких пустынь И. Л. Захарьященм (1961).

4. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза у растений одних и тех же видов, произрастающих на разных высотах

Литературные источники, освещающие вопрос о влиянии высоты на интенсивность фотосинтеза растений, весьма немногочисленны, но однозначны по выводам. Как правило, исследователи констатируют возрастание скорости ассимиляции растений по мере увеличения высоты их обитания. Не касаясь работ, выполненных в Альпах, подробный анализ которых дан в обзорах Заленского (1944), Филипповой (1959), Писека (1960), мы остановимся лишь на результатах, связанных с изучением фотосинтеза растений на Памире.

Изучая изменение фотосинтеза у картофеля на высотах 2300, 2700 и 3860 м над ур. м. в условиях Памира, Заленский (1954) констатировал увеличение максимальных значений его интенсивности с высотой с одновременным снижением величины его дневной продуктивности. Последнее происходило за счет резкого снижения интенсивности фотосинтеза во вторую половину дня, когда ассимиляция нередко сменялась выделением CO_2 на свету.

Попытка исследовать интенсивность фотосинтеза на больших абсолютных высотах (6000 м) была предпринята с голозерным ячменем и пшеницей (Заленский, 1941). Интенсивность фотосинтеза у этих растений определялась через 4 дня после перенесения их в сосудах с высоты 3860 м на высоту 6000 м. Из 12 определений ясно выраженный фотосинтез был отмечен только в 3 случаях. На основании полученных данных автором было сделано заключение о том, что на высотах порядка 6000 м в условиях Восточного Памира ассимиляция растений даже в самое теплое время года может иметь место только в некоторые дни и непродолжительное время.

Учитывая недостаточность изученности фотосинтеза растений, произрастающих на больших абсолютных высотах, нами была проведена серия определений потенциальной интенсивности фотосинтеза у ряда видов дикорастущих растений, произрастающих на высотах 3860 и 4780 м.

Как видно из данных, представленных в табл. 2, существенных различий в максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза у растений одних и тех же видов с разных высот не установлено. Каждый вид, независимо от высоты произрастания, в одинаковые фазы развития, характеризуется определенной величиной этого показателя. Так, например, максимальная скорость ассимиляции у *Oxytropis immersa* в период плодоношения в Цирке Зора в разные годы исследования составляет 99—131 мг CO_2/г час, а в условиях Чечекты — 99—153 мг CO_2/г час. Этот факт представляет тем больший интерес, что исследованные виды на разных высотах отличаются и по условиям обитания, и по морфологическим особенностям. Так, *Potentilla pamiroalaica* и *Oxytropis immersa* на высоте 3860 м растут на луговинках с достаточным увлажнением, тогда как на высоте 4780 м эти растения распространены на пустынных участках. В верхней части альпийского пояса *P. pamiroalaica* имеет подушковидную форму.

ТАБЛИЦА 2

Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза у растений одних и тех же видов, произрастающих на разных высотах (в мг CO_2 на 1 г сухого веса в час)

Вид	Фаза развития	Памирская биостанция, 3860 м над ур. м.		Цирк Зора, 4780 м над ур. м.	
		1958 г.	1959 г.	1958 г.	1959 г.
Oxytropis immersa	Вегетация	—	74	—	60
	Цветение	140	—	165	149
	Плодоношение	99	153	99	131
	Конец вегетации	49	84	72	50
Primula algida	Цветение	166	—	104	—
	Плодоношение	119	186	95	186
	Конец вегетации	80	83	57	38
Swertia marginata	Вегетация	—	129	—	90
	Бутонизация	148	181	174	192
	Цветение	122	208	114	209
	Плодоношение	118	—	45	—
	Конец вегетации	—	—	—	—
Tanacetum xylorrhizum	Вегетация	—	94	—	84
	Бутонизация	—	109	—	116
	Цветение	—	92	—	88
	Плодоношение	—	86	—	37
Potentilla pamiroalaica	Вегетация	—	41	—	34
	Бутонизация	—	96	111	100
	Цветение	119	136	85	119
	Плодоношение	85	123	50	86

К концу вегетации, в условиях Цирка Зора (4780 м над ур. м.), как уже указывалось выше, фотосинтез резко снижается. На высоте 3860 м, в связи с относительно растянутым ходом вегетации, сильного уменьшения интенсивности фотосинтеза не происходит. Поэтому в одинаковую фазу развития в конце вегетации интенсивность фотосинтеза у растений одних и тех же видов на разных высотах различна.

Иная картина обнаруживается при сопоставлении максимальных величин потенциальной интенсивности фотосинтеза у ряда видов растений, произрастающих на меньших абсолютных высотах. Проведенное в 1960 г. сравнительное определение этих показателей у растений одного и того же вида, взятых с высоты 2350 м (Хорогский ботанический сад) и 3860 м (Памирская биостанция), показало большие интенсивности фотосинтеза на большей высоте (табл. 3). Наиболее четко на изменение условий обитания реагирует *Potentilla moorkroftiana*, у которой различия достигают 150—220%.

ТАБЛИЦА 3

Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза у растений одних и тех же видов, произрастающих на разных высотах (в мг CO_2 на 1 г сухого веса)

Вид	Фаза развития	Хорогский ботанический сад, 2350 м над ур. м.	Памирская биостанция, 3860 м над ур. м.
Potentilla multifida	Цветение	64	91
	Плодоношение	61	77
Potentilla moorcroftiana	Цветение	51	59
	Плодоношение	28	35
Lasiagrostis splendens	Колошение	32	65
	Молочная спелость	30	48
Eurotia ceratoides	Плодоношение	38	47

Из представленных данных следует, что стимулирующее действие горного климата на фотосинтез растений проявляется в определенном диапазоне высот. Различия в реакции фотосинтеза, отмеченные при переходе растений от среднегорий (2350 м) к высокогорьям (3860 м), с одной стороны, и в пределах высокогорий к еще большим высотам (4780 м), с другой, очевидно, связаны с особенностями анатомического строения листьев в указанном диапазоне высот. Более подробно этот вопрос будет обсужден ниже.

— — —

Изложенные выше данные показывают, что ряд видов растений верхней части альпийского пояса (на высоте 4780 м) в условиях Восточного Памира, несмотря на «крайние для жизни» условия (Баранов, 1940), характеризуются очень большими величинами максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза, достигающей 200 мг CO_2/г час и более. Эти цифры представляют собой максимальные значения интенсивности фотосинтеза, известные нам для высших растений, произрастающих в других климатических зонах. Однако наряду с видами, отличающимися высокими показателями максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза, среди изученных растений найдены виды с относительно невысокими интенсивностями фотосинтеза (порядка 30—60 мг CO_2/г час). Таким образом, исследовав фотосинтез у 23 видов (всего в условиях верхней части альпийского пояса изученного района произрастает около 40 видов), мы подтвердили высказанное ранее Заленским (1954) мнение о большой дифференциации растений, произрастающих в условиях высокогорий, по уровню фотосинтеза.

В ходе исследований показано, что родственные виды имеют близкие значения скорости ассимиляции. Аналогичные данные имеются в литературе относительно растений, произрастающих в других климатических условиях, в частности в жарких пустынях южных Кызылкумов (Захарьянц, 1961).

Сопоставление максимальных величин потенциальной интенсивности фотосинтеза у одинаковых в систематическом отношении групп растений, произрастающих в верхней части альпийского и субальпийском поясе, обнаруживает большое сходство между ними. Это свидетельствует об отсутствии каких-либо специфических особенностей процесса фотосинтеза, свойственных растениям данных растительных поясов в целом.

Изучение дневных изменений потенциальной интенсивности фотосинтеза показало полную аналогию с дневными ходами ассимиляции

у растений субальпийского пояса. Отличие заключается лишь в том, что максимум фотосинтеза в связи с более низкой температурой воздуха и почвы в верхней части альпийского пояса, особенно в ночное время, приходится на более позднее время дня. Из факторов внешней среды удается установить более или менее четкую связь дневных изменений интенсивности фотосинтеза только со светом.

Специально проведенное изучение зависимости интенсивности фотосинтеза от напряженности освещения подтвердило ранее полученные нами данные о крайней светолюбии памирских растений. Точка перелома световой кривой фотосинтеза лежит при освещенности, равной 50—60% от полного солнечного освещения, что соответствует 75—90 тыс. люксов. Отмечая способность памирских растений к усвоению света большой интенсивности, следует иметь в виду особенности анатомического строения их листьев. По данным В. К. Василевской (1940), листья памирских растений отличаются мелколистностью, мощным развитием столбчатой ткани, достигающей у отдельных видов 7—8 слоев, сильно развитым эпидермисом с большим количеством устьиц, разветвленной сетью проводящих пучков. При такой структуре листа легко себе представить возможность взаимного затенения ассимилирующих клеток, вследствие чего даже освещенность, равная полному солнечному освещению, не оказывается насыщающей для процесса фотосинтеза. С другой стороны, в своеобразном анатомическом строении листьев памирских растений, вероятно, находят свое объяснение и высокие максимальные потенциальные величины интенсивности фотосинтеза, наблюдаемые у ряда видов растений горной флоры. Действительно, при большом количестве ассимиляционной ткани единица листовой поверхности у горных растений работает более энергично, чем у равнинных растений с обычным строением листа. В указанной выше работе Василевской произведено сравнение анатомии и морфологии листьев *Polygonum pamiricum*, произрастающего на разных высотах. Понижение высоты на 300 м (с 3945 до 3640 м) вызывает увеличение размеров листа и клеток его тканей, у эпидермиса стенки и кутикула становятся крупнее и между ними появляются межклетники. Аналогичные данные были получены при исследовании анатомических особенностей у картофеля, выращивавшегося в условиях г. Пушкина и в г. Хороге (2350 м). Приспособление культурных растений к условиям гор выражается в увеличении рядов столбчатой ткани за счет уменьшения губчатой, в более плотном смыкании клеток, в отсутствие одревеснения, накоплении большого количества сахаров и в целом ряде других признаков, обычно наблюдаемых при перенесении растений в горы. К сожалению, специальных исследований по изменению анатомической структуры листьев на больших абсолютных высотах (порядка 4780—5000 м) не проводилось и потому не удается связать особенности ассимиляционной деятельности растений на этих высотах с их анатомическим строением.

Очень высокие величины потенциальной интенсивности фотосинтеза у ряда видов растений Восточного Памира интересно поставить в связь с квантовым выходом фотосинтеза в этих условиях.

В сводке Е. Рабиновича (1953) приводится формула для вычисления квантового выхода фотосинтеза, расчет которого ведется по интенсивности фотосинтеза и напряженности освещения в момент определения. По данным, приводимым Рабиновичем, квантовый выход фотосинтеза в природных климатических зонах для листьев культур в полевых условиях составляет величину порядка 0,01, т. е. одна молекула CO_2 восстанавливается 100 поглощенными квантами света.

В то же время, на основании данных, полученных в опытах Благовещенского (1955), для растений континентальных высокогорий Восточного Памира при интенсивности фотосинтеза в 100 мг CO_2/дм² час при свете интенсивностью 80 тыс. люксов и содержании CO_2 не свыше 0,03%

квантовый выход фотосинтеза, рассчитанный по формуле Рабиновича (1955), составляет около 0.05. Аналогично этому, относительно высокие величины квантового выхода фотосинтеза для растений Памира получаются при пересчете данных Филипповой (1959) по определению интенсивности фотосинтеза в токе радиоактивной углекислоты при насыщающих концентрациях ее и естественном освещении порядка 150 тыс. люксов. Величины квантового выхода, рассчитанные на основании интенсивностей максимального потенциального фотосинтеза, полученных в наших опытах, однозначны цифрам в исследованиях предыдущего автора и достигают максимально 0.06 (при скорости ассимиляции порядка 140 мг CO_2/дм² час и насыщающем фотосинтез освещении в 80 тыс. люксов). При такой величине квантового выхода коэффициент использования света растениями возрастает до 10.6%, т. е. несколько приближается к теоретически возможному (30%). В противовес этим данным, обычно приводимые для растений равнин величины коэффициента использования света не превышают, как правило, 1—3%.

Следует отметить, что вычисление квантового выхода, согласно формуле, приводимой в указанной сводке, носит лишь ориентировочный характер, поскольку автором ее в нескольких местах делаются произвольные допущения. Так, когда интенсивность фотосинтеза выражается в калориях, то предполагается, что продуктами фотосинтеза являются только углеводы. Кроме того, при переводе интенсивности освещения в калории делается допущение, что длина волны составляет 550 mμ и что 80% падающего на лист света поглощается им.

При вычислении квантового выхода у растений, произрастающих в одинаковых условиях среды, в частности в одинаковых условиях освещения, с нашей точки зрения, не представляется целесообразным выражать эту величину по разобранной выше формуле, так как в конечном счете величину квантового выхода определяет лишь отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности освещения. Это отношение может характеризовать степень использования растениями солнечной энергии, хотя по абсолютному значению и оно не соответствует квантовому выходу фотосинтеза.

Выводы

Проведенное в условиях верхней части альпийского пояса Восточного Памира изучение особенностей фотосинтеза у 23 видов растений позволило выяснить следующее.

1. По величине максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза исследованные виды обнаруживают значительные различия. Наряду с видами, максимальная величина потенциальной интенсивности которых составляет около 200 мг CO_2, встречаются виды, у которых интенсивность фотосинтеза не превышает 40—60 мг CO_2. При этом родственные виды имеют близкие значения скорости ассимиляции.

2. Максимальные величины потенциальной интенсивности фотосинтеза у одних и тех же видов на больших абсолютных высотах (3860 и 4780 м) не имеют существенных различий. На меньших абсолютных высотах (2350 и 3860 м) наблюдается увеличение максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза с высотой местообитания.

3. Дневные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза выражены резко. Кривая изменений имеет одновершинную или двухвершинную форму. Из факторов внешней среды четкую связь изменений интенсивности фотосинтеза удается установить только со светом.

4. Изучение зависимости интенсивности фотосинтеза от напряженности освещения, проведенное в экспериментальных условиях, подтвердило данные о крайнем светолюбии памирских растений.

В заключение выражаю сердечную благодарность О. В. Заленскому за ценные советы в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1940). Проблема крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий. Тр. Лабор. эвол. эколог. Сб.: Растение и среда, 1. — (Благовещенский Б. А.) Blagowestschenskii B. A. (1935). Über der Verlauf der Photosynthese im Hochgebirge des Pamirs Planta, 24. — Василевская В. К. (1940). Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии. Уч. Зап. ЛГУ, 14, 62. — Заленский О. В. (1941). О фотосинтезе растений на больших высотах. ДАН СССР, 31, 1. — Заленский О. В. (1944). Фотосинтез и дыхание культурных растений в условиях Восточного Памира. Изв. Тадж. ФАН СССР. 8. — Заленский О. В. (1949). Изменение зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода растений. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 17. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. Сб.: Вопросы ботаники. — Заленский О. В. (1955). Фотосинтез и морозоустойчивость сельскохозяйственных растений в условиях высокогорного Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV. Эксперим. бот., 10. — Заленский О. В. (1961). Потенциальная интенсивность фотосинтеза наземных растений различных ботанико-географических зон СССР. Тез. докл. Отд. биолог. наук АН СССР. Сессия общ. собр. отделения, посвящ. итогам и проблемам исслед. в области космич. биолог. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Заленский О. В., Т. И. Штанько и М. М. Пономарева. (1961). О фотосинтезе растений Центрального Казахстана. Матер. Казахстанск. конфер. по пробл. «Биологич. комплексы районов нового освоения, их рациональн. использ. и обогащ. — Захарьянц И. Л. (1961). Ассимиляционная деятельность растений южных Кызылкумов. В кн.: Пастбища Узбекистана. — Кишковский Т. И. (1959). Условия обитания растений у верхнего предела их распространения на Восточном Памире. Бот. журн., 6. — Леонов Н. Д. и М. В. Успенская. (1944). Фотосинтез при пониженных концентрациях углекислоты. Изв. Тадж. ФАН СССР, 8. — Рабинович Е. (1953—1955). Фотосинтез, I (1953), II (1955). — Филиппова Л. А. (1955). Дневные и сезонные изменения интенсивности и состава продуктов фотосинтеза у растений Восточного Памира. Диссерт. Бот. инст. АН СССР, Л. — Филиппова Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперим. бот., 13. — Cartellieri E. (1936). Jahresgang von osmotischem Wert, Transpiration und Assimilation einiger Ericaceen der alpinen Zwergstraucheide und *Pinus cembra*. Jahrb. f. Wiss. Bot., 82. — Cartellieri E. (1940). Über Transpiration und Kohlensäuerassimilation an einem hochalpinen Standort. Sitzber. Akad. Wiss. in Wien, 149, 3. — Gessner F. (1938). The Beziehung zwischen Lichtintensität und Assimilation bei submersen Wasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 86, 4. — Henrici M. (1919). Chlorophyllgehalt und Kohlensäureassimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verhandl. der Naturforsch. Ges. Basel, 30. — Mönch J. (1936). Untersuchungen über die Kohlensäurebildung von Alpenpflanzen am natürlichen Standort. Jahrb. f. wiss. Bot., 85, 4. — Pisek A. (1960). Pflanzen der Arktiks und des Hochgebirges. Handbuch der Pflanzenphysiologie. Encyclopedia of plant physiol., V. — Thomas M. D., G. R. Hill. (1949). Photosynthesis under Field Conditions. A Monograph of the Amer. Soc. of plant physiolog. — Tranquillini W. (1955). Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlensäureassimilation. Planta, 46, 2.

Памирская биологическая станция
Академии наук Таджикской ССР.

PHOTOSYNTHESIS IN THE PLANTS GROWING AT THE HIGHER ALTITUDES OF THE ALPINE BELT IN THE EASTERN PAMIRS

By T. A. Glagoleva

SUMMARY

The maximal potential rate of photosynthesis under the conditions of the higher altitudes of the alpine belt in the Eastern Pamirs was measured radiometrically in twenty-three species of plants. This value was observed to vary considerably from species to species. The diurnal and seasonal variations of the photosynthetic rate are quite conspicuous. The earlier evidence of the extreme photophily of the Pamirs plants was confirmed by a special experimental study of the dependence of photosynthesis on the light intensity.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 11

А. А. Алим

МОРСКИЕ ГРИБЫ БЕЛОГО МОРЯ[1]

С 11 рисунками

(Получено 23 II 1962)

В течение недельного пребывания на Морской биологической станции Московского университета в Пояканде на Белом море в августе 1961 г. автор имел возможность изучать морские грибы, паразитирующие на морских водорослях в западной части Белого моря.

Исследованный район расположен за Полярным Кругом. Сублиторальные горизонты омываются холодными водами и поэтому температура воды здесь значительно ниже, чем на поверхности. В табл. 1 приведены данные о температуре и солености во время исследований, зарегистрированные на станции, расположенной на 5 км севернее Морской биологической станции.

ТАБЛИЦА 1

Температура и соленость воды (15 августа 1961 г.)

Глубина (м)	Температура (°C)	Соленость (‰)
0	14.0	25.16
10	9.9	26.27
25	4.4	26.34

Амплитуда колебания приливов и отливов в районе Нояканда около 1.8—2 м. Отдельные пояса водорослей, идущих вдоль берега, располагаются по вертикали книзу от уровня прилива в следующей последовательности: *Pelvetia canaliculata*, *Fucus vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Fucus inflatus*, *Chorda tomentosa*, *Fucus serratus*, *Laminaria saccharina*.

Эта зональность несколько изменяется в соответствии с локальными условиями. Так, например, *Fucus serratus* и *Laminaria saccharina* более часто встречаются на открытом побережье, *Pelvetia* может отсутствовать в защищенных местах, в то время как *Chorda tomentosa*, наоборот, более многочисленна в таких спокойных местах.

Материал собирался по литорали, а также путем погружений, и в сублиторали до глубины 10 м. В некоторых случаях использовался материал, добытый на глубине 20—25 м при помощи драги. Исследованиям было подвергнуто большинство видов водорослей, собранных в этот сезон года. В результате было обнаружено сравнительно большое количество видов морских грибов. Особый интерес представляют виды, относящиеся к *Phycomycetes*, которые в основном паразитируют на водорослях из групп *Chlorophyceae*, *Chrysophyceae*, *Rhocophyceae* и *Rhodophyceae*.

Из приведенного обзора можно сделать вывод, что морские грибы более широко распространены в арктических и субарктических водах, чем это до сих пор предполагалось. Поэтому роль, которую играют эти организмы в биологическом круговороте моря, и отсюда — в воспроизведении запасов питательных солей, не следует игнорировать. Внимание должно быть обращено также на продукты метаболизма, выделяемые этими организмами, и на отношения между грибами-паразитами и водорослями, на которых они поселяются.

Насколько известно автору, до сих пор никаких сведений о морских грибах в северных морях не было опубликовано. По этой причине целесообразно привести снабженный рисунками список встреченных видов. Все рисунки выполнены с помощью рисовальной камеры. Ниже приводится характеристика исследованных видов.

[1] Эта работа была выполнена профессором, доктором А. А. Алимом в соответствии с программой культурного обмена между СССР и ОАР летом 1961 г. Автор приносит свою благодарность проф. Л. А. Зенкевичу за благоприятные условия, которые он обеспечил при проведении описываемых исследований.

А. *Phycomycetes*

1. *Ectrogella perforans* H. E. Petersen

(Рис. 1, *1—7*)

1953. Aleem. p. 18. fig. 34—40.
1960. Sparrow, p. 809, fig. 60. G—J.

Этот гриб паразитирует на диатомовых водорослях *Licmophora abbreviata* Ag., *Rhabdonema arcuatum* (Lyngb.) Kütz и *Rh. minutum* Kütz, растущих в литоральных и верхнесублиторальных горизонтах.

Водоросли-хозяева гораздо обильнее представлены в зоне ламинарий в качестве эпифитов на различных других водорослях, особенно на слоевищах *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Polysiphonia* и др. Длинные нити *Rhabdonema* были найдены прикрепленными к другим водорослям или переплетенными с ними.

Высокая степень заражения этим паразитом совпадает с максимальным ростом и плотностью поселений растений-хозяев. В пределах литоральной зоны были встречены лишь немногие больные клетки *Licmophora* и *Rhabdonema*; паразит гораздо шире распространен в более глубоких горизонтах.

Гриб разрушает хроматофоры растения-хозяина, его таллом увеличивается в размерах и образует под конец шарообразный более или менее мешкообразный спорангий, имеющий около 20—35 μ в диаметре. В отдельной клетке хозяина можно найти два-три спорангия. Особенно часто это встречается у *Rhabdonema*. Нередко можно видеть красно-коричневый остаток хроматофора клетки водоросли, окружающий кольцом спорангий паразита.

Только у *Licmophora*, но не у *Rhabdonema*, можно наблюдать гипертрофию клеток хозяина (рис. 1, *2*, *4*). Увеличивающийся спорангий в клетках *Licmophora* часто широко раздвигает обе створки диатомовой водоросли, причем иногда одна из створок не выдерживает давления и ломается (рис. 1, *5*).

Зрелый спорангий может выбрасывать свое содержимое внутрь клетки диатомовой водоросли. В этом случае освободившиеся зооспоры находят себе выход через пространство между интеркалярными сочленениями водоросли. Я наблюдал выбрасывание содержимого спорангиев внутрь клеток *Rhabdonema*. Зооспоры заполняли всю полость клетки и активно двигались до тех пор, пока они не находили выход наружу. Внутри клетки *Rhabdonema* можно найти несколько сот таких зооспор.

В клетках *Licmophora* спорангий иногда образует клювообразный вырост (трубку) в верхнем конце одной из створок, через который и выбрасываются, как правило, зооспоры. Таких трубок бывает от одной до трех. Зооспоры *Ectrogella perforans* имеют грушевидную форму, их размеры около 2—3 μ. Заражение клеток диатомовых водорослей осуществляется зооспорами обычным путем, как и у других водных фикомицетов. Выброшенные зооспоры оседают на поверхности диатомовой водоросли, образуя цистоспору. От нее вырастает длинная трубка, прободающая стенку клетки. Содержимое цистоспоры проникает в клетку через эту

трубку. Зараженная диатомовая клетка вакуолизируется, ее хроматофор разрушается. Тем временем таллом гриба увеличивается в размерах и образует спорангий, содержимое которого делится, в результате чего возникает большое число зооспор.

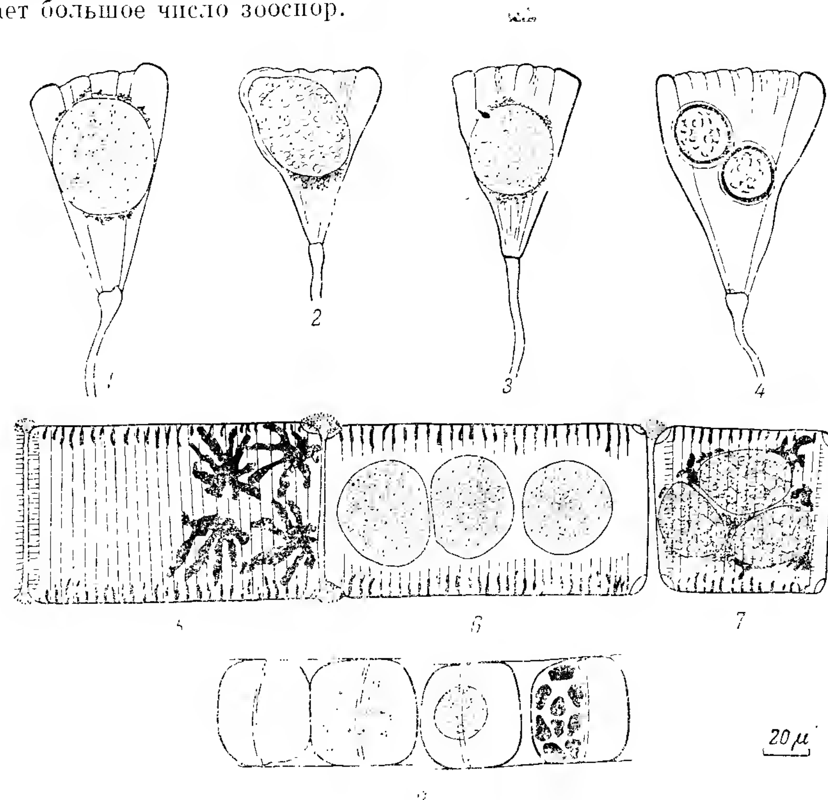


Рис. 1. *Ectrogella perforans* H. E. Petersen в клетках *Licmophora flagellata* (*1—4*) и *Rhabdonema arcuatum* (*5—7*).

1 — зрелый спорангий с остатками хроматофора растения-хозяина по периферии спорангия; *2* — гипертрофированная клетка хозяина, содержащая спорангий с выводным каналом; *3* — разрыв стенки диатомовой водоросли под давлением развивающегося спорангия; *4* — две покоящиеся споры внутри клетки *Licmophora*; *5* — здоровая клетка *Rhabdonema* с хроматофорами; *6* — три зрелых спорангия внутри клетки хозяина; *7* — три стадии развития спорангия внутри клетки хозяина, видны вакуолизированность таллома и остатки хроматофора по периферии спорангия. *8* — *Ectrogella* sp. в клетках *Melosira moniliformis*: видны зрелые спорангии и остановившиеся зооспоры внутри двух клеток, черные тела в клетке справа — здоровые хроматофоры.

Встречаются внутри клеток диатомовых и крупные покоящиеся споры в количестве одной-двух. Эти споры круглые, имеют тонкие стенки и плотное содержимое.

Г е о г р а ф и ч е с к о е   р а с п р о с т р а н е н и е: Дания, атлантическое побережье США, Франция, Швеция.

2. *Ectrogella* sp.

(Рис. 1, *8*)

Среди клеток *Melosira moniliformis* (O. Müller) Ag., растущих в пределах зоны ламинарий, мне удалось найти несколько круглых спорангиев, которые, как можно судить по рис. 1, *8*, очень похожи на спорангии *E. perforans*. Кроме того, внутри пустых клеток мелозиры были найдены неподвижные зооспоры. Последние были найдены и внутри пустых ауксоспор этой водоросли.

Однако спорангии, обнаруженные в клетках мелозиры, обладают значительно меньшими размерами, чем в клетках *Licmophora* или *Rhabdonema*, и едва достигают 10 μ в диаметре.

Кроме того, оказалось невозможным наблюдать жгутики зооспор и выяснить, каким способом последние могут покидать спорангий. Пока эти вопросы не будут решены, нельзя уверенно относить этот гриб к виду *E. perforans*.

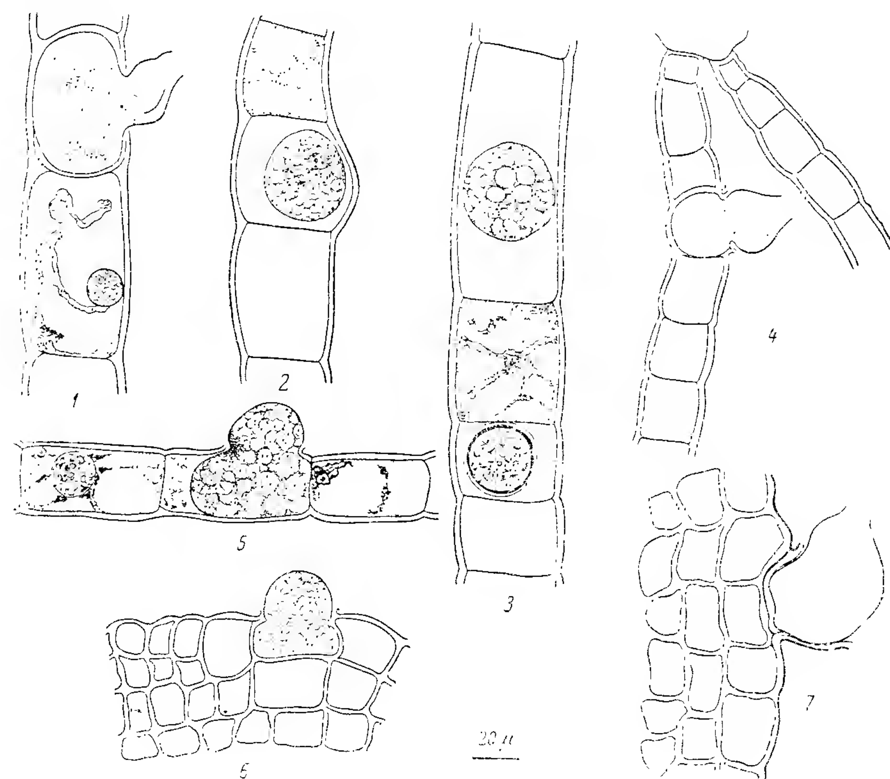


Рис. 2. *Eurychasma dicksonii* (Wright) Magnus в клетках *Ectocarpus siliculosus* (*1—3*) и *Ectocarpus* sp. (*4*, *5*).

1 — опорожняющийся спорангий с широким выводным каналом, нижняя клетка содержит развивающийся круглый таллом паразита и разрушающиеся хроматофоры; *2* — сильно вакуолизированная клетка и круглый таллом паразита в нижней клетке; *3* — более крупный таллом с отчетливыми тельцами и покоящейся спорой (?); *4* — опорожняющийся спорангий в клетке *Ectocarpus* (*Feldmannia*) sp. с несколькими неподвижными зооспорами; *5* — зрелый спорангий в том же хозяине, *6* — зрелый спорангий в клетке другой водоросли; *7* — опустевший спорангий в клетке того же хозяина.

3. *Eurychasma dicksonii* (Wright) Magnus

(Рис. 2)

1950a. Aleem. p. 238—245.
1953. Aleem, p. 22, fig. 43—48.

Полное описание жизненного цикла этого гриба приведено в нашей работе (Aleem, 1950a). Этот характерный гриб поражает главным образом виды эктокарповых, а именно *Ectocarpus* и *Pylaiella*. В Белом море я часто находил его в клетках *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. (рис. 2, *1—3*) и реже в клетках другого вида *Ectocarpus* — *E.* (*Feldmannia*) sp. (рис. 2, *4*, *5*), растущих в зоне ламинарий.

Этот гриб был найден также, хотя и реже, в клетках видов *Striariaceae*. Хозяева, показанные на рис. 6 и 7, скорее всего относятся к виду

Stictyosiphon subarticulatus (Aresch.) Hauck. (=*Dictyosiphon foeniculatus* var. *subarticulatus* Hauck.). Эта водоросль растет в литоральной зоне.

Мне не удалось найти зрелых спорангиев этого гриба ни в клетках *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm., ни в клетках *P. varia* Kjellm., которые растут в значительном количестве в литоральной зоне. Однако у этих растений удалось обнаружить следы заражения грибами *Eurychasma*. Были найдены гипертрофированные клетки с округлыми талломами грибов внутри них, гранулированность протоплазмы и другие признаки заражения. Более тщательное изучение этих водорослей позволит установить, к какому виду относится гриб, паразитирующий в их клетках.

Клетки водоросли-хозяина, зараженные *Eurychasma*, скоро становятся сильно вакуолизированными, иногда гипертрофированными. Хроматофоры хозяина разрушаются еще в ранней стадии развития паразита. В более поздних стадиях гриб полностью поглощает содержимое клетки водоросли и занимает весь объем клетки. Таллом гриба часто содержит крупные отчетливые тельца (рис. 2, *3*). Развивающийся спорангий гриба разрывает стенки клетки и выдавливается наружу (рис. 2, *5*, *6*). Такой спорангий сильно вакуолизируется и его содержимое делится, образуя большое число зооспор. Содержимое спорангия выбрасывается сквозь широкие апикальные каналы. Иногда некоторое количество зооспор остается в неподвижном состоянии внутри опорожненного спорангия.

Размеры спорангиев *Eurychasma dicksonii* определяются размерами клеток водорослей, в которых они развиваются. Это хорошо видно из рисунков, упомянутых выше, выполненных в одном и том же масштабе. Так, зрелые спорангии в клетках *Ectocarpus siliculosus* имеют размеры около 40×60 μ; спорангии в клетках более мелких видов *Ectocarpus* и *Stictyosiphon* имеют вдвое меньшие размеры. Покоящиеся споры описываемого гриба (рис. 2, *3*) имеют около 30 μ в диаметре.

Географическое распространение: Ирландия, Англия, Шотландия, Норвегия, Швеция, Дания, Франция, Италия, Кергелен, Фарерские острова, Гренландия.

4. *Olpidiopsis andreei* (Lagerheim) Sparrow

(Рис. 3)

1953. Aleem, p. 8, fig. 13—15.
1960. Sparrow, p. 951.

Этот гриб был найден в клетках *Spongomorpha lanosa*, растущей в нижней литорали и сублиторали. Спорангии (рис. 3) сферической или эллипсоидальной формы, имеют около 10—20 μ в поперечнике. В каждой клетке

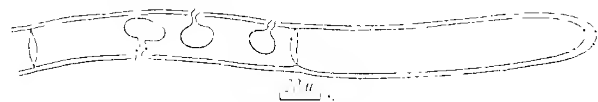


Рис. 3. *Olpidiopsis andreei* (Lagerheim) Sparrow.

Опорожненные спорангии в клетке *Spongomorpha lanosa* из сублиторального горизонта.

хозяина можно встретить от одного до нескольких спорангиев. Содержимое их выбрасывается через одну или несколько трубочек, прободающих стенки клетки водоросли. В нашем материале спорангии образовывали только одну такую трубку.

Зооспоры неправильно грушевидной формы, на переднем конце несут два жгутика.

Этот гриб впервые был описан Лагерхеймом (Lagerheim, 1899) как *Pleotrachelus andreei* в клетках *Spongomorpha* sp. из Арктического района.

Географическое распространение: о-ва Земли короля Карла, Гренландия, Адриатическое море, Франция, Дания, Швеция, Атлантическое побережье США.

5. *Anisolpidium sphacelarum* (Kny) Karling

(Рис. 4)

1953. Aleem, p. 8, fig. 9—12.
1960. Sparrow, p. 747.

Этот гриб обычно поселяется в клетках водорослей *Sphacelariales* из родов *Sphacelaria*, *Stypocaulon* и *Halopteris*.

Мною он найден в апикальных и субапикальных клетках нитей *Sphacelaria radicans* (Dillwy) Ag., эпифитирующих на красной водоросли *Phyllophora brodiaei* (Turn.) J. Ag. Эта водоросль встречается в больших количествах в сублиторальной зоне, в основном на глубине 20—25 м.

Развитие гриба внутри клеток *Sphacelaria* показано на рис. 4. Для сравнения приведено изображение верхней, здоровой части нити водоросли с плотным клеточным содержимым (рис. 4, *1*). Развитие зараженной части растения представлено на рис. 4, *2*—*4*. Заболевание приводит к удлинению апикальных и гипертрофии субапикальных клеток. Зараженные клетки становятся вакуолизированными, хроматофоры их не полностью переваривается паразитирующим грибом; спорангий последнего окружен по периферии темно-коричневым ободком из остатков хроматофора (рис. 4, *3*, *4*). Поперечные и продольные перегородки между клетками водоросли-хозяина часто бывают разрушены, так что гриб может занимать и соседние клетки. Таллом гриба разрастается за счет содержимого клетки водоросли, и в нем часто имеются четко оконтуренные тельца. Разрастающийся таллом затем делится, образуя несколько мелких эллипсоидальных спорангиев (рис. 4, *4*), которые часто группируются вместе. Эти спорангии имеют 10—15 μ в диаметре и до 15—25 μ в длину. Они открываются наружу короткой (до 4—8 μ) и узкой (до 2—3 μ) трубкой, прободающей стенки клеток. Как можно судить по приведенным примерам, спорангии в нашем материале оказались несколько мельче, чем описанные Сперроу (Sparrow, 1960).

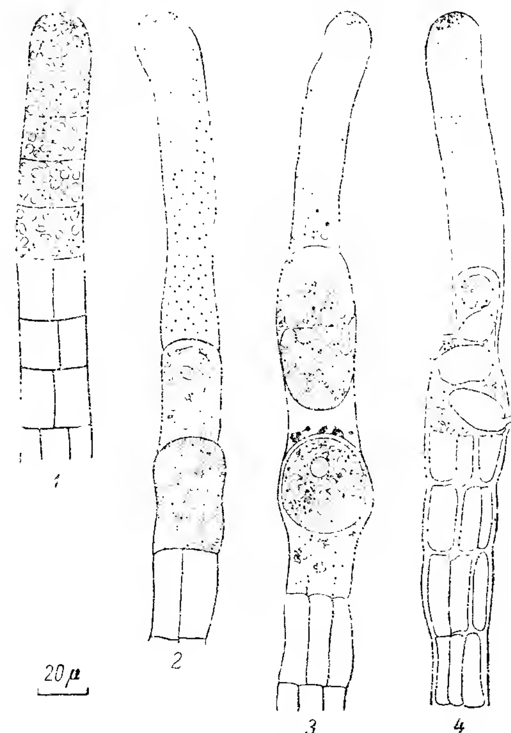


Рис. 4. *Anisolpidium sphacelarum* (Kny) Karling.

1 — нить *Sphacelaria radicans* со здоровыми апикальными клетками с плотным содержимым; *2* — зараженная нить того же вида с удлиненными апикальными клетками и вакуолизированными субапикальными клетками (в результате заражения грибом); *3* — крупный растущий спорангий с отчетливыми тельцами, видны гипертрофия клеток и остатки хроматофоров хозяина; *4* — три эллипсоидальных спорангия с выводными канальцами.

Нахождение этого гриба в холодных водах представляет особый интерес, что же касается водоросли-хозяина, то она здесь обычна.

Географическое распространение: Англия, Гельголанд, Франция, Италия, Дания, Швеция и атлантическое побережье США.

6. *Anisolpidium rosenvingii* (H. E. Petersen) Karling

(Рис. 5)

1953. Aleem, p. 7, pl. I, fig. 1.
1960. Sparrow, p. 749 (=*Pleotrachelus rosenvingii* H. E. Petersen).

К этому виду мы относим гриб, паразитирующий на водоросли *Pylaiella littoralis* (возможно, что и на *P. varia*), растущей в литоральной зоне.

Спорангий боченкообразный, бесцветный и заполняет почти всю полость зараженной клетки. Размеры его 25×40 μ. Спорангий имеет, видимо, один выводной канал (рис. 5, *1*).

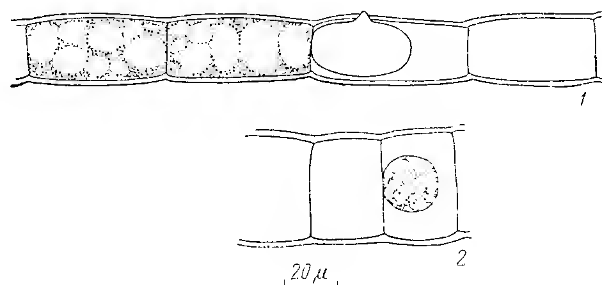


Рис. 5. *Anisolpidium rosenvingii* (H. E. Petersen) Karling.

1 — зрелый спорангий и вакуолизированные клетки *Pylaiella littoralis*; *2* — круглый таллом гриба в клетках той же водоросли *Pylaiella*.

Зараженные клетки сильно вакуолизируются. Молодой таллом округлый и занимает центральную часть клетки (рис. 5, *2*). Гипертрофия клеток нами на описываемом материале не наблюдалась, но это явление отмечалось в образцах, собранных в Швеции (Aleem, 1953).

Географическое распространение: Дания, Швеция, Гренландия.

7. *Petersenia lobata* (H. E. Petersen) Sparrow

(Рис. 6)

1953. Aleem, p. 11, pl. 1, fig. 22—26.
1960. Sparrow, p. 958.

Этот гриб паразитирует внутри мелких клеток водоросли *Callithamnion*, растущей в сублиторальной зоне. Гриб был найден в клетках как главных ветвей, так и веточек второго порядка. Зрелые спорангии удлиненной или округлой формы и имеют несколько грушевидных долек. Их размеры 24—40×40—60 μ, причем более мелкие спорангии были найдены в более мелких клетках хозяина. Спорангии открываются наружу короткими коническими канальцами, которые слегка сужены у основания. Диаметр канальцев на вершине около 4 μ.

Попытки найти этот гриб в клетках *Polysiphonia* и других родственных водорослей остались безуспешными. Насколько известно, *P. lobata* довольно часто встречается в клетках этих водорослей, особенно у тетраспоровых. Надо отметить, что исследованные виды полисифоний не были плодоносящими, в частности *Polysiphonia nigrescens*, которая, по-видимому, не является излюбленным хозяином этого гриба.

Я допускаю, что спорангии, показанные на рис. 6, *2*, из-за сложности их расчленения на дольки, более напоминают таковые у *Petersenia pollagaster* (H. E. Petersen) Sparrow. Ранее, в силу данного обстоятельства, мы отмечали существование промежуточных стадий между этими двумя видами.

Географическое распространение: Дания, Атлантическое побережье США, Франция, Швеция.

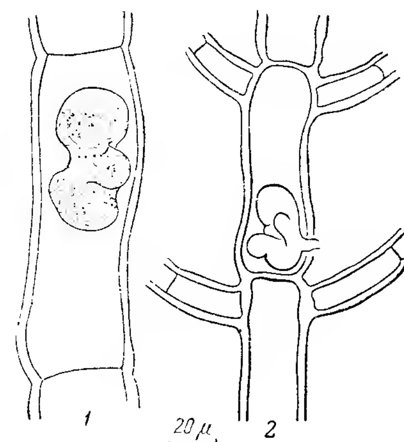


Рис. 6. *Petersenia lobata* (H. E. Petersen) Sparrow.

1 — зрелый спорангий в клетке *Callithamnion* из сублиторальных горизонтов; *2* — опорожненный спорангий с выводной трубкой, видна дольчатость спорангия.

8. *Sirolpidium bryopsidis* (de Bruyne) H. E. Petersen

(Рис. 7)

1953. Aleem, p. 16, pl. 11, fig. 1—2.
1960. Sparrow, p. 967, fig. 77 A—I.

Этот паразитирующий гриб был найден в клетках *Cladophora* (*Spongomorpha*) sp., растущей в большом количестве в нижних горизонтах литорали напротив морской биологической станции. Рис. 7, *1* показывает участок не пораженных грибом клеток водоросли, содержащих плотный хлоропласт, фигуры *2—6* изображают различные стадии развития паразита в клетках хозяина.

На рис. 7, *2* представлена ранняя стадия заражения: две зооспоры, прикрепившиеся к стенке клетки водоросли, с тонкими прободающими стенку трубками и начинающий развиваться молодой таллом.

Зараженные клетки очень сильно вакуолизируются (рис. 7, *5*), их хлоропласт разрушается и поглощается развивающимся грибом.

Вначале гриб приобретает вытянутую форму (рис. 7, *3*), а затем начинает делиться, образуя мелкие, эллипсоидальные, круглые или неправильной формы спорангии (рис. 7, *4*). Они сперва удерживаются тонкой мембраной, которая разрывается по мере роста спорангия.

Зрелые спорангии (рис. 7, *6*) оказываются тесно прижатыми друг к другу; они имеют около 10—20 μ в диаметре и 10—50 μ и даже более в длину. Спорангии выбрасывают свое содержимое через длинные узкие каналы трубок, которые прободают стенку клетки водоросли в разных направлениях.

Этот гриб довольно часто встречается в клетках водоросли-хозяина.

Географическое распространение: Италия, Дания, США, Франция, Швеция и Япония.

9. *Pontisma lagenidioides* H. E. Petersen

(Рис. 8)

1956б. Aleem, p. 731, fig. 17—19.
1953. Aleem, p. 16, fig. 32—33.
1960. Sparrow, p. 971, fig. 78.

Хозяином этого гриба служат виды, принадлежащие к роду *Ceramium*.

Мною гриб был найден в клетках единственного представителя рода — *C. rubrum* (Huds.) Ag., в обилии растущего в нижних горизонтах литорали

в районе Пояканда. Паразит поселяется в крупных центральных клетках хозяина и часто скрыт под другими кониическими клетками водоросли. Однако пораженные клетки обычно обладают более бледной окраской,

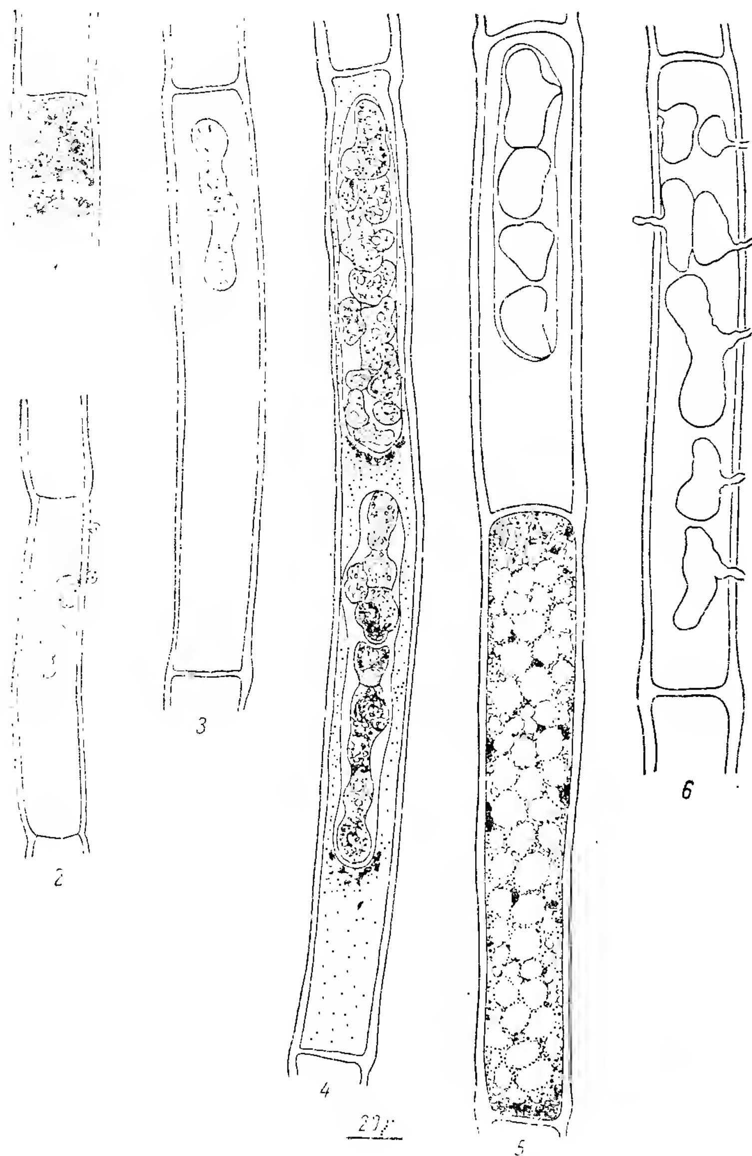


Рис. 7. *Sirolpidium bryopsidis* (de Bruyne) H. E. Petersen.

1 — часть здоровой клетки *Cladophora* с плотным хлоропластом; *2* — две капсулированные зооспоры, прикрепленные к стенкам клетки хозяина, и молодой таллом внутри клетки; *3* — удлиненный тип таллома; *4* — деление таллома гриба на мелкие эллипсоидальные или неправильной формы спорангии, виден распад поперечных стенок между клетками; *5* — верхняя клетка *Cladophora* с группой зрелых спорангиев; клетка внизу в ранней стадии болезни, но уже с сильно вакуолизированным протопластом; *6* — опорожняющиеся спорангии с выводными трубками, пробивающими стенки клеток хозяина в разных направлениях.

и зрелый гриб может быть обнаружен при правильном освещении поля зрения микроскопа, как темное округлое тело, занимающее большую часть полости клетки. Однако очень трудно обнаружить этот гриб в клетках некоторых других водорослей.

Стадии развития гриба на протяжении его жизненного цикла показаны на рис. 8. Крупное вытянутое тело гриба делится не в одном направлении, обычно на неравные части, и образует шарообразные или округлые спорангии (рис. 8, *2*, *3*). Зрелые спорангии в исследованном нами материале обладали размерами около 25—30×30—60 μ. Размеры их зависят, в частности, от пространства, которое оставляет в клетке разросшийся таллом. Более мелкие спорангии обычно обнаруживаются в клетках небольших веточек водоросли-хозяина.

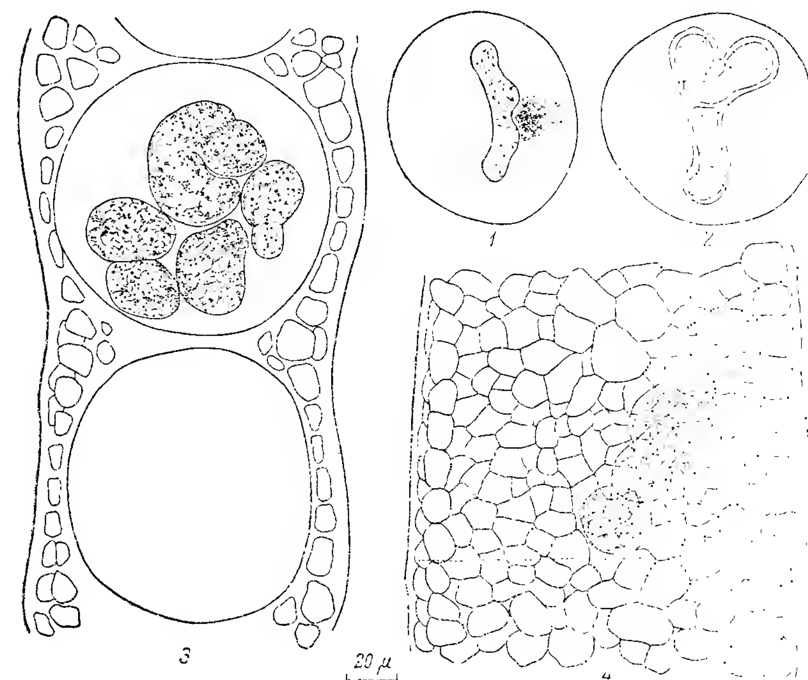


Рис. 8. *Pontisma lagenidioides* H. E. Petersen.

1 — молодой трубчатый таллом паразита в центральной клетке *Ceramium rubrum*; *2* — деление таллома гриба; *3* — группа разветвляющихся спорангиев в клетках водоросли; *4* — группа спорангиев, видимых через наружный слой клеток.

Зооспоры выбрасываются через довольно длинные каналы трубок, ориентированных в разных направлениях. При сильном заражении развивающийся таллом гриба часто заполняет и соседние клетки, при этом стенки между этими клетками разрушаются.

В исследованном материале выбрасывания содержимого спорангия не наблюдалось.

Географическое распространение: Дания, США, Франция, Швеция, Япония.

10. (?) *Rhizophidium globosum* (Braun) Schröt.

(Рис. 9)

1953. Aleem, p. 15, fig. 29.
1960. Sparrow, p. 237.

Относимый к этому виду гриб был случайно найден на водоросли *Derbesia* sp., в большом количестве растущей в сублиторали. Хотя было просмотрено значительное число экземпляров этой водоросли, удалось найти только единичные спорангии.

Спорангии, имеющие размеры около 20×25 μ, не совсем сферической формы. Обычно гладкая оболочка спорангия имеет сосочки. Ветвящаяся ризоидальная система гриба слабая. Выбрасывания зооспор не наблюдалось, хотя встречались уже пустые спорангии.

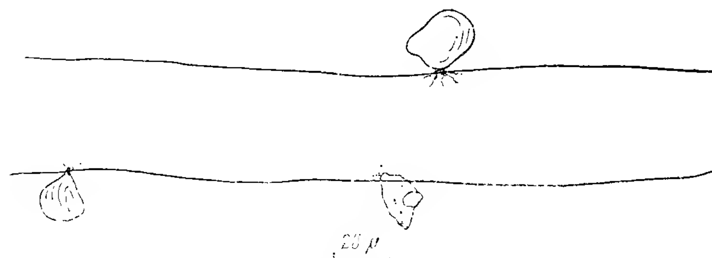


Рис. 9. *Rhizophidium globosum* (Braun) Schröt. Эпибиотический спорангий на водоросли *Derbesia* sp. из сублиторальных горизонтов; видны зрелые спорангии с сосочками и двумя выводными трубками.

Rhizophidium globosum, как утверждает Сперроу (1960), — исключительно пресноводный вид. К этому виду было добавлено некоторое число экземпляров, найденных в море. До тех пор, пока не будут изучены зооспоры и покоящиеся споры, трудно с достоверностью относить их к виду *Rh. globosum*. Спорангии наших экземпляров обладают более крупными размерами, чем у *Rh. marinum* De Wildeman, и не могут быть поэтому отнесены к данному виду.

Б. *Fungi imperfecti*

11. *Labyrinthula* sp.

(Рис. 10)

Эта *Labyrinthula* была случайно встречена внутри клеток водорослей *Derbesia* и *Cladophora*, растущих в сублиторальных горизонтах.

Гриб поселяется на хлоропласте клеток хозяина, окружая его тонкими и довольно длинными протоплазматическими нитями. Мелкие веретеновидные движущиеся тела бывают видны среди переплетения этих нитей.

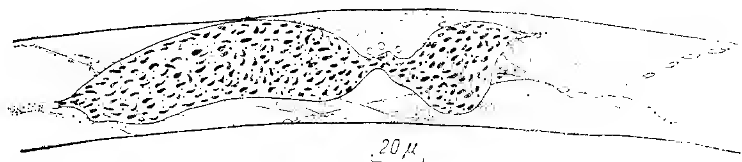


Рис. 10. *Labyrinthula* sp. Часть больной водоросли *Derbesia*, видна протоплазма паразита, поглощающего массу протоплазмы хозяина.

Зараженные клетки или целые нити водоросли-хозяина приобретают темный цвет, их хлоропласт разрушается и сморщивается в маленькие колючки. Все содержимое клетки может полностью исчезать.

Без сомнения, такая болезнь приводит к ослаблению и смерти большого числа водорослей. Проф. Л. А. Зенкевич сообщил мне о наблюдавшейся массовой гибели *Zostera marina* в районе Поянанда в прошлом году; возможно, что причиной ее гибели было заражение грибом *Labyrinthula*.

В. *Ascomycetes*

Известно значительное число видов *Ascomycetes*, паразитирующих на *Fucus* spp. Ввиду краткого срока пребывания на станции, мы не ставили перед собой цели изучить эти грибы. Нами был найден только один длинный мицелий гриба, сапрофитирующего на слоевище *Rhodomela*, растущей в сублиторали (рис. 11). На мицелии, особенно на ветвях, были обнаружены капельки жира. Органы размножения найти не удалось.

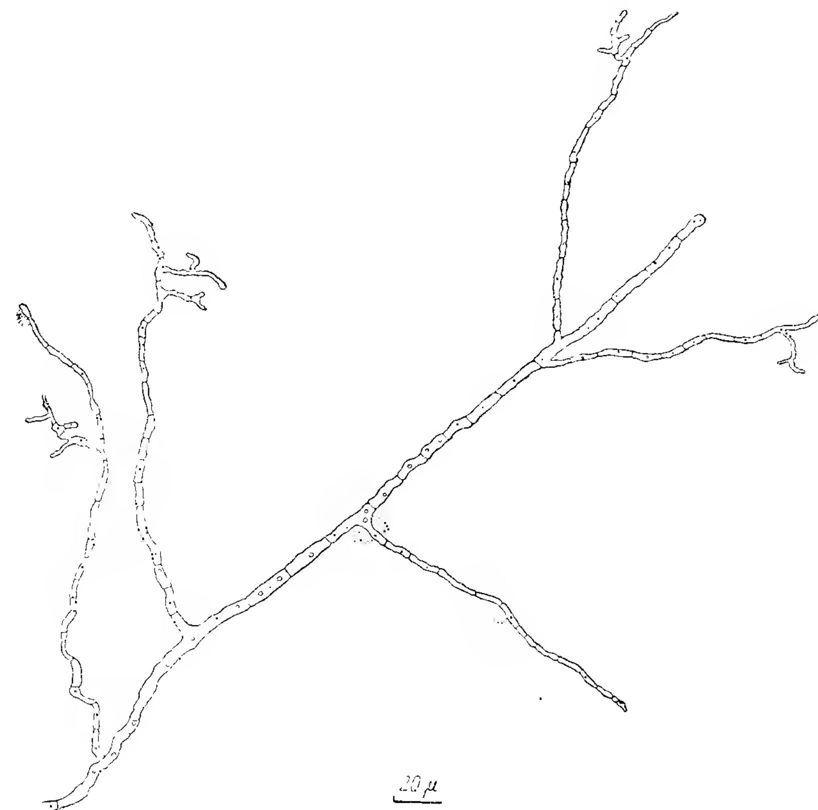


Рис. 11. *Ascomycetes* sp. Разветвленный мицелий сапрофитного гриба на водоросли *Rhodomela* из сублиторали, видны капельки жира, секретируемые грибом.

Присутствие морских грибов-сапрофитов как в гниющих растениях на дне, так и в плавающем дереве представляется очень важным фактом. Такие организмы могут быть выделены, получены в культуре и изучены. Их исследование безусловно может дать интереснейшие результаты.

Необходимо добавить, что во время проведенных исследований нами изучалось обрастание предметных стекол, погруженных в морскую воду. Кроме бактерий, на них было обнаружено большое количество других организмов и их зооспор.

Заметки по экологии

В е р т и к а л ь н о е р а с п р о с т р а н е н и е. Из изложенного выше следует, что морские грибы, обнаруженные в Белом море, были найдены как в литоральной, так и в сублиторальной зонах. Хотя, как правило, их распространение определяется плотностью произрастания водорослей-хозяев в исследованном районе, морские грибы все же более

многочисленны в сублиторальных горизонтах. Табл. 2 показывает вертикальное распределение встреченных видов. 8 видов из 11 найдены в литоральной зоне и 9 — в сублиторальной. Виды *Ectrogella perforans*, *Eurychasma dicksonii* и *Anisolpidium sphacelarum* особенно многочисленны в сублиторальных горизонтах.

ТАБЛИЦА 2

Вертикальное распределение исследованных морских грибов в Белом море

Вид	Литоральные горизонты	Сублиторальные горизонты
Ectrogella perforans	—	+
Ectrogella sp.	—	—
Eurychasma dicksonii	—	—
Olpidiopsis [illegible]	—	—
Anisolpidium sphacelarum	—	+
A. rosenvingii	—	—
Petersenia lobata	—	—
Sirolpidium bryopsidis	+	·
Pontisma lagenidioides	—	—
Rhizophidium globosum	—	—
Labyrinthula sp.	—	—

Примечание. + — вид малочислен, + — обилен.

Этот вывод подтверждается более ранними работами автора, проведенными в Средиземном море (Aleem, 1950б) и в проливе Каттегат (Aleem, 1953).

Солевые и температурные границы. Большинство морских грибов, по крайней мере тех, которые относятся к *Phycomycetes*, принадлежат к эвригалинным и эвритермным видам. Присутствие многих видов как в сублиторальных горизонтах Белого моря, так и на мелководье средиземноморских заливов, где температура воды во время летнего прогрева достигает 30°, говорит о том, что такие грибы обладают удивительной способностью переносить большие изменения температуры. То же самое можно сказать и об их отношении к изменению солености воды. Например, *Ectrogella perforans* и *Pontisma lagenidioides* были найдены в водах, имеющих соленость от 14.6 до 38‰ (Aleem, 1953). Это объясняет широкое географическое распространение данных организмов. Хотя нахождения грибов в различных районах довольно редки, это не значит, что они отсутствуют в большинстве таких районов. Необходимо продолжить их более тщательные поиски.

Заключение

В Белом море впервые отмечены 10 видов морских *Phycomycetes*, один вид *Labyrinthula* и один неизвестный вид из *Ascomycetes*.

Эти организмы ведут преимущественно паразитический образ жизни. Хозяевами их являются водоросли, растущие в литоральной и сублиторальной зонах, но чаще встречающиеся в сублиторали.

Подавляющее большинство грибов представлено эвритермными и эвригалинными видами. Из сравнения с данными, полученными в других географических районах, видно, что такие виды, как *Ectrogella perforans* и *Pontisma lagenidioides*, могут существовать в водах с температурой от 4.4 до 30° и соленостью от 14.6 до 38‰. Последнее говорит о том, что зооспоры этих грибов обладают исключительной способностью к осморегуляции.

Морские грибы обладают широким географическим распространением. Представляет большой интерес их нахождение в арктических и субарктических водах.

ЛИТЕРАТУРА

Aleem A. A. (1950а). The occurrence of *Eurychasma dicksonii* (Wright) Magnus in England and Sweden. Meddl. Göteborg. Bot. Trädg., 18 : 238—245. — Aleem A. A. (1950б). Phycomycetes marin parasites de Diatomées et d'Algues dans la région de Banyuls sur Mer (Pyrenees Orientales). Vie et Milieu, 1 : 421—440. — Aleem A. A. (1953).

Marine fungi from the West-Coast of Sweden. Arkiv för Bot. (Kungl. Svenska Vetenskaps Akad.) Ser. 2, 3, 1. — Lagerheim G. (1899). Om vaxt och djurlamnin-garna i Andrees polarboj. Ymer Tidsk. Svensk. Sällsk. Antrop. o. Geogr., 19 : 425—443. — Sparrow F. K. (1960). Aquatic *Phycomycetes* University of Michigan Press, Ann Arbor (2 ed.).

Александрийский университет,
факультет биологической
океанографии
Объединенная Арабская Республика.

MARINE FUNGI OF THE WHITE SEA

By A. A. Aleem

SUMMARY

Twelve species of parasitic marine fungi have been discovered in the White Sea, infesting algae in the littoral and, particularly, in the sublittoral zone. The overwhelming majority of these fungi are the representatives of eurythermous and euryhaline species. The article comprises the description of the morphological characters of the fungi and the data on their development inside the cells of the host plants.

П. А. Попов

ИСКОПАЕМЫЕ ГРИБЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ И ЕНИСЕЙСКОГО КРЯЖА[1]

С 3 таблицами рисунков

(Получено 1 III 1961)

Учитывая древнее происхождение грибов и их биологию, нужно думать, что в ранние геологические периоды, когда условия среды (температура и влажность) были наиболее благоприятны для их существования, воздействие грибов на флору, растительные сообщества и литогенез проявлялось значительно больше, чем в наши дни.

Остатки грибов (в виде гиф, плодовых тел, спор и т. д., в шлифах окаменелых древесин, в янтаре или главным образом в виде следов вызываемых ими повреждений на отпечатках листьев), вовлеченные в сферу науки еще на заре палеоботаники, в силу своей природы, как пишет А. Ч. Сьюорд (1937), имели малую научную ценность. В этом можно убедиться, хотя бы просмотрев капитальную сводку ископаемых грибов Мешинели (Meschinelli, 1898) и учтя критическую оценку этого материала в книге Хирмера (Hirmer, 1927). Микроскопическое изучение горных пород в процессе палинологического анализа продуктов мацерации углей или шлифов последних дает в руки исследователя объекты иного качества. Это уже не «темные пятна» или «следы» повреждений грибами ископаемых листьев, но очень четкие, с ясно выраженным строением, элементы, которые можно измерять, зарисовывать, фотографировать, сравнивать с современными формами и классифицировать.

За последние 20 лет за рубежом появилось большое число работ, ставящих своей задачей выявить ископаемые грибы и использовать эти остатки для разрешения вопросов стратиграфии, геологии и других практических целей (Stach, 1930, 1952a, 1952б, 1957; Maacz u. Simoncsics, 1956; Bemes, 1954, 1956; Duparque и др., 1954, 1956, 1957; Havlena, 1957; Jachowiz, 1958; Rao, 1959; Kedves, 1959, 1960, и др.).

Как отмечает Л. А. Куприянова (1960), это направление нашло отражение и на последнем Международном ботаническом съезде. В нашем отечестве палеомикологическим исследованиям уделялось мало внимания, и за 80 лет по этому вопросу появилось лишь небольшое число публикаций (Шмальгаузен, 1884; Залесский, 1914, 1915; Ячевский, 1933; Ярмоленко, 1934; Баранов, 1948; Чигуряева, 1953, 1956; Ларищев, 1956; Сухов, 1957; Попов, 1959, 1960; Бондарцев, 1960; Бенеш, 1960).

В основу настоящего исследования положены результаты анализов около 600 образцов мезо-кайнозойских отложений, взятых из выработок следующих пунктов: г. Боготол, пос. Тюхтет, ст. Критово, пос. Пировское, пос. Казачинское, с. Вараковка, с. Клопово, с. Тасеево, с. Бельск, пос. Мотыгино, г. Енисейск, бассейн рр. Кас, Сым, Дубчес, Подкаменная Тунгуска, Бахта, Верхний Имбак и г. Туруханск.

Остатки грибов в образцах осадочных пород из указанных пунктов встречаются довольно часто.

[1] Статья представляет собой изложение доклада, прочитанного на объединенном заседании микологической и палинологической секций Всесоюзного ботанического общества 22 января 1960 г.

При анализе в лаборатории 3000 образцов, заключавших споры и пыльцу высших растений, остатки грибов были обнаружены примерно в 20% случаев. При этом в одних образцах эти остатки отмечаются в массовом количестве, в других единично.

Интересно отметить, что в нескольких образцах, не содержавших спор и пыльцы высших растений, были выявлены остатки грибов. Некоторые палинологи (Чигуряева, 1953, 1956; Малявкина, 1949) отмечают частую встречаемость остатков грибов в палинологических образцах, а А. Н. Криштофович (1957) замечает, что остатки грибов в ископаемом состоянии встречаются чаще, чем обычно представляют.

В процессе исследования нами выявлено несколько десятков форм ископаемых грибов, часть которых нам, под руководством проф. П. Н. Головина в лаборатории микологии отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, удалось идентифицировать с современными родами, а часть классифицирована по искусственной системе.

Среди идентифицированных форм П. Н. Головин выделил типы: *Brachysporium*, *Camptoum*, *Ceratosporium*, *Coryneum*, *Cladosporium*, *Diplodia*, *Hendersonia*, *Meliola*, *Microthyriaceae*, *Phragmidium*, *Septonema*, *Sordaria*, *Steganosporium* и др.

К описанию некоторых из этих форм и переходим.

1. ТИП BRACHYSPORIUM SACC.

КЛАСС *FUNGI IMPERFECTI*

Пор. *Hyphomycetes*

Сем. *Dematiaceae*

(Табл. I, *Б*, *10*, *В*, *3* и др.)

Конидии яйцевидной или грушевидной формы, редко цилиндрические. Длина 14—60 μ, ширина 3—30 μ. Отношение длины к ширине колеблется в пределах 2.

Как правило, концы споры закругленные, но иногда один конец, а реже оба, заострепные. Поверхность тела конидии гладкая. Цвет темно-коричневый или черный. Споровая оболочка толстая. Перегородок от 2 до 7, когда их мало (2—3), они очень широкие. Разнообразие конидий этого типа велико — свидетельство, по-видимому, большого видового разнообразия.

Морфологическое строение фоссильных спор весьма подобно таковым рецентным. В современной флоре Средней Европы насчитывается до 30 как сапрофитных, так и паразитных видов этого рода. Род *Brachysporium* — молодой в семействе *Dematiaceae*, и, согласно Хирмеру (1927), представители этого семейства появились в конце юрского периода.

Конидии *Brachysporium* весьма характерны для рода отложений апт-олигоценового возраста рассматриваемой территории. Мною просмотрено, хотя и не особенно много образцов из верхнеюрских и нижнемеловых толщ, но здесь эта форма не встречена. Вероятно, грибы типа *Brachysporium* появились в Западно-Сибирской низменности во второй половине нижнемелового времени (апт—альб). При этом на юге этой территории (Чулым, Пировск) споры *Brachysporium* отмечаются в более старых отложениях уже в апте, а на севере (Туруханск) в заметном числе встречаются в верхнеальбских слоях. Можно думать, что грибы типа *Brachysporium* стали распространяться на территории Приенисейской части Западно-Сибирской низменности одновременно с покрытосеменными растениями.

Споры *Brachysporium* часто встречаются в углистых породах, но отмечаются и в отложениях другого литологического состава: глинистых, песчанистых, аргиллитовых, алевролитовых и др.

Споры этого типа были обнаружены А. А. Чигуряевой (1953) в верхнеолигоценовых углистых глинах Пасеково (Воронеж); Бредли (Bradly, 1931) встретил споры *Brachysporium* в верхнеэоценовых горючих сланцах формации Green River в штатах Колорадо и Юта (США). Формы типа *Brachysporium* под названием Telentospore (табл. 1, *5* и *7*) выявил Кедвес (Kedves, 1959) в миоценовых бурых углях Венгрии, а в статье К. Бенеша (1960) спора такого типа показана среди остатков грибов из мезозойских (чешский мел) и миоценовых бурых углей Чехии (*2* и *3*).

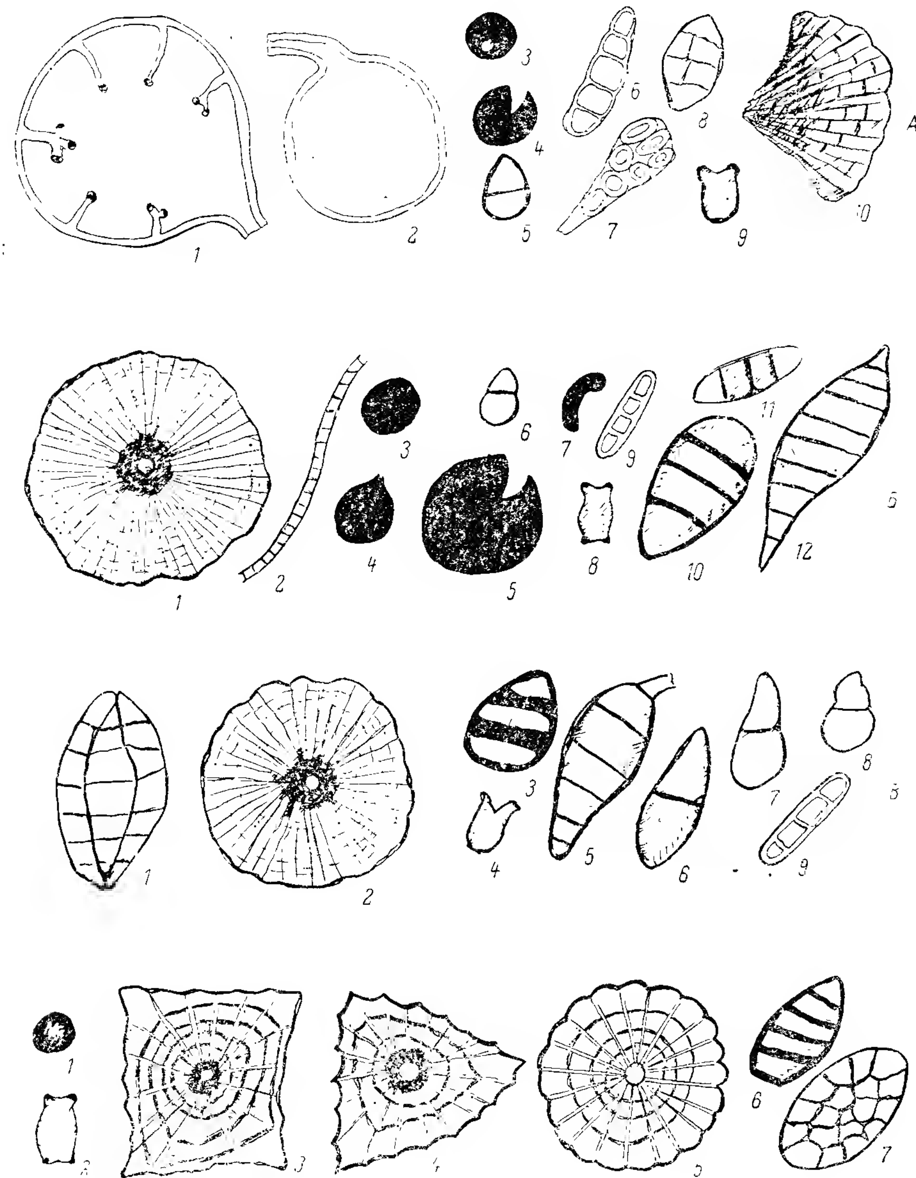


Таблица I (увел. 400)

А. Четвертичные отложения района Подкаменной Тунгуски—В. Имбатского.

1 — тип *Rhizophagites butleri* Ros.; *2* — тип *R. minnesotensis* Ros.; *3, 4* — *Sporonites*; *5* — *Diplodia*; *6* — *Meliola*; *7* — *Steganosporium*; *8* — *Camarosporium*; *9* — *Sordaria*; *10* — обрывок плодового тела *Microthyriaceae*.

Б. Средне-верхний олигоцен, с. Бельск.

1 — *Phragmothyrites eocaenica* Edw.; *2* — хламидоспоры (?); *3—5* — *Sporonites*; *6* — *Asterina* (?) или *Cladosporium* (?); *7* — *Camptoum*; *8* — *Sordaria*; *9* — *Hendersonia*; *10* — *Brachysporium*; *11* — *Chaetosphaerites*; *12* — *Coryneum*.

В. Олигоцен—эоцен, с. Гараковка.

1 — *Ceratosporium*; *2* — *Phragmothyrites eocaenica* Edw.; *3* — *Brachysporium*; *4* — *Sordaria*; *5* — *Coryneum*; *6, 7* — *Diplodia*; *8* — *Asterina* (?); *9* — *Hendersonia*.

Г. Олигоцен, с. Клоново.

1 — *Sporonites*; *2* — *Sordaria* или *Fusarium*; *3, 4* — *Microthyriites angulatus* Golov. et Popov; *5* — *M. rotundus* Golov. et Popov; *6* — *Brachysporium*; *7* — обрывок плодового тела неопределенного гриба.

2. ТИП CAMPTOUM LINK

КЛАСС *FUNGI IMPERFECTI*

Пор. *Hyphomycetes*

Сем. *Dematiaceae*

(Табл. I, *Б*, *7*)

Конидии одноклеточные, голые, темные, бобовидной, удлиненнояйцевидной или серповидной формы. Размер 15—22×8—10 μ. Форма и размеры фоссильных конидий близки к таковым современным. Так, например, конидии *C. curvatum* (Kunze) имеют размеры 18—20×7—8 μ.

В Средней Европе грибы этого рода обитают на отмирающих листьях разных видов камыша, осок, ситника и др. Конидии *Camptoum* единично и редко встречаются в углях и углистых глинах средне-верхнеолигоценового возраста (с. Бельск), в тонкозернистых песчаниках (олигоцен—эоцен?) у с. Бараковки и в синих глинах по р. Чулым (яр «Юрпище» — низ сеномана—верх альба).

Чигуряева (1953) обнаружила споры *Camptoum* в миоценовых углистых глинах Ю. Предуралья. Хотя данных еще очень мало, но можно думать, что споры типа *Camptoum* характерны для третичных и верхнемеловых отложений южной части Западно-Сибирской низменности и Енисейского кряжа и присущи осадкам, образовавшимся в медленно текущих или главным образом стоячих водах (лиманы, заливы, озера, болота), где собирается масса остатков прибрежной высшей растительности — камышей, осок и т. д.

3. ТИП CORYNEUM NESS. ET FR.

КЛАСС *FUNGI IMPERFECTI*

Пор. *Melanconiales*

Сем. *Melanconiaceae*

(Табл. I, *Б*, *12* и др.)

Конидии булавовидной, удлиненнобулавовидной, колбовидной, веретенообразной, несколько изогнутой формы. Размеры 30—120×15—25 μ.

Перегородки неширокие, но четкие. Цвет темно-коричневый. Форма поливариантная, что свидетельствует о наличии многих разновидностей.

Споры этого типа имеют широкое распространение в отложениях меловых, третичных и четвертичных почти на всей исследованной территории.

На юге (Чулым, Пировск) споры *Coryneum* встречены в слоях апт—альба, на севере (Туруханск) в более молодых горизонтах (альб—сеноман). Конидии этого типа включены в осадки разного литологического состава: песчаники, алевролиты, аргиллиты, глины, пески и др.

Среди современных представителей рода *Coryneum* есть как сапрофиты, так и паразиты. Например, *C. disciforme* Kze. et Schm. вызывает усыхание ветвей березы, а *C. umbonatum* Ness. — граба и т. д.

4. ТИП DIPLODIA

КЛАСС *FUNGI IMPERFECTI*

Пор. *Sphaeropsidales*

Сем. *Sphaerioidaceae*

(Табл. I, *А*, *5* и др.)

По данным Рабенхорста (Rabenhorst, Winter, 1884—1920), в Средней Европе обитает 263 вида грибов типа *Diplodia*, встречающихся на кедре, каштане, боярышнике, пихте, буке, орешнике, лохе, можжевельнике и других растениях.

Конидии *Diplodia* двухклеточные, эллиптической, челнокообразной и яйцевидной формы, размером от 10 до 70 μ. Споры этого типа самых разнообразных конфигураций и размеров имеют чрезвычайно широкое распространение в мезо-кайнозойских осадках. Здесь могут быть обе клетки одинаковой или неодинаковой формы и размера. Оба конца могут быть острые или тупые, или один конец острый, а другой тупой и т. п.

Если принять во внимание всевозможные вариации этих сочетаний, то сюда могут быть отнесены как истинные виды *Diplodia*, так и формы иной систематической принадлежности и не только *Fungi imperfecti*, но и *Ascomycetes*.

Исходя из этого группу спор типа *Diplodia* следует рассматривать как формальное объединение, как чисто морфологическую категорию, которая должна быть сохранена лишь до тех пор, пока не накопится достаточно материалов для уточнения таксономической принадлежности и разделения входящих в нее форм.

5. ТИП HENDERSONIA

КЛАСС *FUNGI IMPERFECTI*

Пор. *Sphaeropsidales*

Сем. *Sphaeropsidaceae*

(Табл. I, *Б*, *9* и др.)

Конидии веретенообразной или цилиндрической, удлиненной формы. Перегородок 2, 3, 4 или 5, обычно 2—3. Все клетки примерно одинакового размера. Длина тела 10—40 μ, ширина 3—10 μ. Отношение длины к ширине 4 или 3.

Четко видна двойная линия оболочки. Как правило, оба конца тупые, но иногда один конец может быть острый.

В настоящее время, по данным Рабенхорста (1884—1920), только в микофлоре Средней Европы род *Hendersonia* насчитывает 173 вида. Сюда входят как сапрофиты, так и паразиты на клене, березе, грабе, каштане, орешнике, сосне, платане, тополе, розе и других растениях. Конидии этого типа встречаются иногда в большом количестве, в препаратах образцов из четвертичных, третичных, верхнемеловых и нижнемеловых отложений на всей исследованной территории. Тем не менее эта форма, вероятно, здесь достигает своего максимума распространения в апт-альбское время. На юге (Чулым, Пировская, Пяморская, Боготол) конидии *Hendersonia* отмечаются уже в нижнемеловых горизонтах (неоком—апт), а на севере (Туруханск) споры этого типа, по-видимому, присущи более молодым отложениям (альб).

Эта форма найдена в осадках самого разнообразного литологического состава: в бурых углях, углистых глинах, глинах, глинах сильно алевритистых, алевролитах, песчаниках. Бредли (1931) обнаружил конидию *Hendersonia* в горючих сланцах Green среднеэоценового возраста в формации Green River, в штатах Юта и Колорадо (США).

6. ТИП MICROTHYRIACEAE

КЛАСС *ASCOMYCETES*

Пор. *Hemisphaerales (Microthyriales)*

Сем. *Microthyriaceae*

(Табл. I, *Б*, *10* и др.)

Плодовое тело гриба округлой формы, 80—110 μ в диаметре. Щиток перепончатый, сложен из радиально расположенных четырехугольных клеток. Число радиальных лучей 80—100 и более. В центре тела остеола.

Плодовое тело обнаружено в средне-верхнеолигоценовых глинах с. Бельск в олигоцен-эоценовых(?) песчаниках с. Вараковка и в палеоцен-эоценовых сапропелевых углях в районе р. Мурожная (бокситоносные отложения — Енисейский кряж).

Форма эта весьма идентична *Phragmothyrites eocaenica* Edw. Остатки *Microthyriaceae* в третичных отложениях Европы, Азии и Австралии выявили многие исследователи (Pampaloni, 1902; Nathorst, 1915; Edwards, 1922; Potonie, 1934; Сьюорд, 1937; Thiergart, 1940; Cookson, 1947; Leschik, 1952; Чигуряева, 1953; Ларищев, 1956; Попов, 1959, 1960; Rao, 1959).

В образцах средне-верхнеолигоценовых песков у с. Кленово были найдены многочисленные остатки двух новых видов: *Microthyriacites angulatus* Golov. et Popov (табл. I, *Г*, *3*, *4*) и *M. rotundus* Golov. et Popov (табл. I, *Г*, *5*).

Плодовые тела *M. angulatus* Golov. et Popov округловатого, трех-, четырех- и пятиугольного очертания. Размеры 70—120 μ. Число радиальных нитей 25—30. Концентрических кругов, создаваемых поперечными перегородками до 50, но обычно много меньше. В центре тела остеола. При таком строении создается своеобразная радиально-сетчатая параплектенхема, напоминающая по контурам рисунка ловчую сеть паука.

Плодовое тело *M. rotundus* округлой формы. Размер тела 60—80 μ. Радиальных нитей 25—30. Поперечные перегородки в радиальных гифах расположены относительно редко и образуют 5—8 кругов. Из форм искусственной классификации в первую очередь следует отметить сфероидальные, непрозрачные, черные, коричневые тела размером от 2 до 200 μ (табл. I, *A*, *3*, *4*, *Б*, *3—5* и др.).

Эти тела иногда имеют в центре отверстие, или по краям зарубки или выросты, а иногда и трещины; часто встречаются группами по 2—100 и более зерен вместе.

Формы такого рода имеют чрезвычайно обширное распространение в палеозойских, мезозойских и кайнозойских толщах, по-видимому, всего земного шара и отмечены многими исследователями (Залесский, 1914, 1915; Ellis, 1918; Thiergart, 1940; Малявкина, 1949; Radforth, Rouse, 1954; Stach u. Pichard, 1957; Jachowicz, 1958; Попов, 1959; Тимофеев, 1959, и др.).

Особенно многочисленны и характерны тела подобного рода для угольных толщ.

Образования такого типа на первых порах можно объединить в группу *Sporonites* R. Potonie. Формы, сюда относимые по чисто морфологическому признаку, могут принадлежать к самым разнообразным классам грибов. К этому типу мною отнесена и форма *Sporonites dubius* sp. n. (табл. III, *A*, *6*, *Б*, *6* и др.). Однако П. Н. Головин считает, что эту форму не следует включать в группу *Sporonites*.

Наконец, в табл. III (*B*, *9*) показано тело, названное мною *Sporonites perforatus*, но, по мнению Головина, это, по-видимому, тип *Sclerotium*. Указанное тело округлое, а часто округло-неправильное, черного, темно-коричневого, коричневого, желтого или светло-желтого цвета, с одним, двумя или многими белыми пятнами — отверстиями. Размеры его 30—100 μ.

Остатки такого типа в большом числе обнаружены в песчанисто-глинистых и углистых осадках возраста верхняя юра—нижний мел в районе Абалаково (г. Енисейск); в микоспектрах здесь они являются доминирующим элементом.

Можно думать, что *S. perforatus* присуща в основном более старым отложениям — юрским или нижнемеловым, однако данных для окончательного заключения еще недостаточно.

Переходя к рассмотрению стратиграфической значимости остатков ископаемых грибов, следует заметить, что микокомплексы, показанные здесь, выделены на основании сравнительно малого числа анализов (несколько десятков для каждого спектра) и без установления количественных показателей (процента содержания и коэффициента встречаемости). Поэтому описываемые микокомплексы нужно принимать в первом приближении. Но несмотря на все эти недостатки, микоспектры отложений разного возраста из одного и того же района и спектры одинакового возраста, но из разных районов, обнаруживают ясные отличия, не менее яркие, чем спорово-пыльцевые спектры в подобных же случаях.

Так, например, в составе микоспектра четвертичных отложений района Подкаменная Тунгуска—В. Имбатское (табл. I, *A*) в первую очередь нужно отметить остатки грибов типа *Rhizophagites butleri* Ros. (*1*) и *R. minnesotensis* Ros. (*2*)[1] — формы, присущие только четвертичным отложениям указанного района, а также четвертичным отложениям Канады и США, где их впервые обнаружил и описал Розендаль (Rosendahl, 1943).

Здесь же в большом количестве присутствуют споры типа *Sporonites* (*3*, *4*) и в меньшем числе споры *Diplodia* (*5*), *Meliola* (*6*), *Steganosporium* (*7*), *Camarosporium* (*8*), *Sordaria* (*9*) и обрывки плодового тела *Microthyriaceae* (*10*).

В складе микоспектра средне-верхнеолигоценовых отложений в районе с. Бельск (табл. I, *Б*) характерно наличие плодового тела — тиреотеция — гриба типа *Phragmothyrites eocaenica* Edw. (*1*) и длинных лентообразных тел (хламидоспоры?) (*2*). Длина этих тел иногда достигает до 200 μ при числе члеников 50—60.

Возможно, в действительности в осадках сохранились и более длинные обрывки, поскольку материал в процессе подготовки к анализу измельчается и после мацерации пропускается через сито с отверстиями в 200—250 μ. Доминируют здесь формы типа *Sporonites* (*3—5*). Другие остатки грибов, такие, как типы — *Asterina* (?) или *Dimerosporium* (?)[2] (*6*), *Camptoum* (*7*), *Sordaria* (*8*), *Hendersonia* (*9*), *Brachysporium* (*10*), *Chaetosphaerites* (*11*) и *Coryneum* (*12*), встречаются в небольшом количестве.

Микоспектр олигоцен-эоценовых отложений у с. Вараковка (табл. I, *B*) включает следующие формы: *Ceratosporium* (*1*), *Phragmothyrites eocaenica* Edw. (*2*), *Brachysporium* (*3*), *Sordaria* (*4*), *Coryneum* (*5*), *Diplodia* (*6*, *7*), *Asterina* (?) (*8*) и *Hendersonia* (*9*).

Широко представленные в других микоспектрах остатки грибов типа *Sporonites* здесь отсутствуют.

Чрезвычайно своеобразен микоспектр олигоценовых отложений у с. Клоново (табл. I, *Г*) благодаря наличию здесь двух новых видов *Microthyriaceae*: *Microthyriacites angulatus* Golov. et Popov (*3*, *4*) и *M. rotundus* Golov. et Popov (*5*). В спектр входят также споры *Sporonites* (*1*), *Sordaria* или *Eurotium* (*2*), *Brachysporium* (*6*) и обрывки плодового тела неопределенного гриба (*7*).

Наличие форм *Ceratosporium* также характерно и для микоспектра палеоцен-эоценовых бокситоносных отложений района р. Мурожной (табл. II, *A*, *6*).

---

[1] П. Н. Головин полагает, что эти формы скорее следует относить к типу Сапролегниевых.

[2] Эта форма имеет параметры также весьма близкие к тем, какие Феликс (Felix, 1894) приписывает спорам типа *Cladosporium*.

В составе этого спектра много спор *Sporonites* (1—4), *Sordaria* (5) и *Diplodia* (7). Более редки остатки *Microthyriaceae* (8) и *Brachysporium* (9). Особо следует отметить, что единственно только здесь в двух случаях обнаружены споры *Phragmidium* sp. (10) великолепной сохранности.

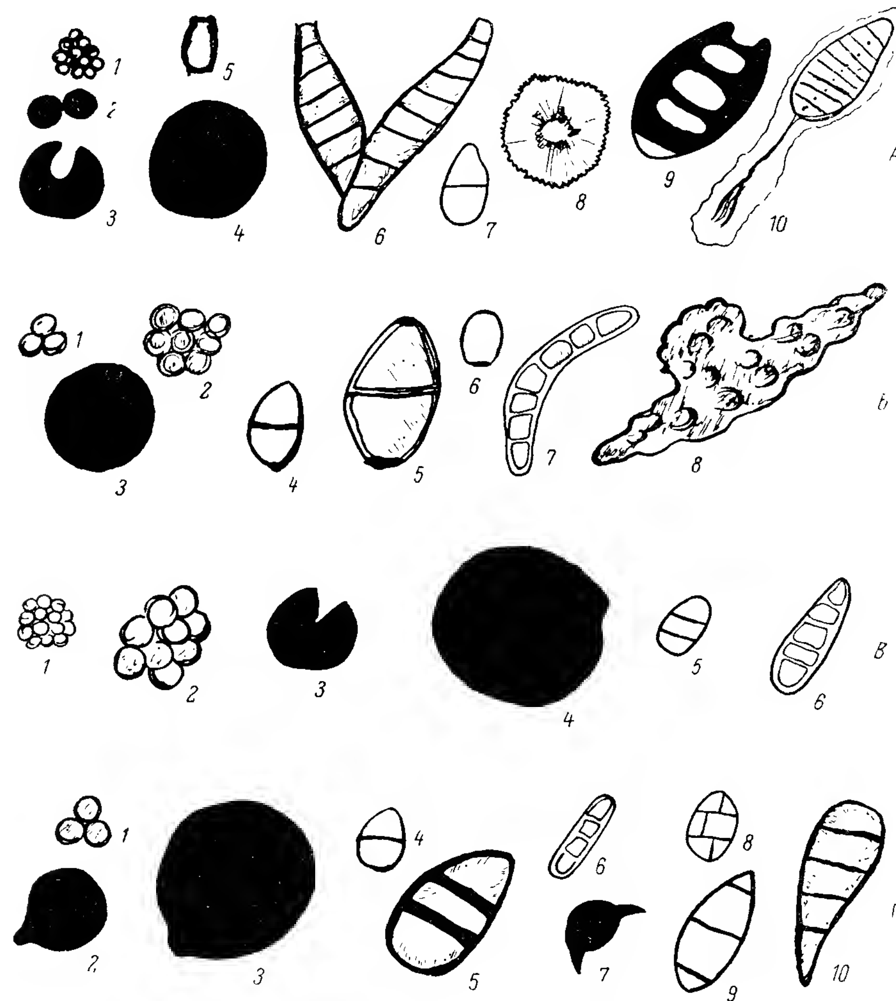


Таблица II (увел. 500)

А. Палеоцен—эоцен, район р. Мурожной.

1—4 — *Sporonites*; *5* — *Sordaria*; *6* — *Ceratosporium*; *7* — *Diplodia*; *8* — *Microthyriaceae*; *9* — *Brachysporium*; *10* — *Phragmidium* sp.

Б. Дан—палеоген, р. Сым.

1—3 — *Sporonites*; *4* — *Diplodia*; *5* — телейтоспора *Puccinia* (?); *6* — *Sordaria*; *7* — *Septonema*; *8* — склероций неопределенного гриба.

В. Сеноман—турон, район г. Туруханска.

1—4 — *Sporonites*; *5* — неопределенная трехклетная спора; *6* — *Hendersonia*.

Г. Сеноман—турон, р. Сым.

1—3 — *Sporonites*; *4* — *Diplodia*; *5* — *Brachysporium*; *6* — *Hendersonia*; *7* — *Chaetomium*; *8* — *Camarosporium*; *9* — неопределенная четырехклетная спора; *10* — *Coryneum*.

Микоспектр дан-палеогеновых толщ по р. Сым (табл. II, *Б*) показывает совсем иную картину; здесь доминируют остатки грибов типа *Septonema* (7), а также *Diplodia* (4). В большом числе присутствуют формы *Sporonites* (1—3) и особенно много их в группах, по 5—10 штук. Можно еще указать на споры *Sordaria* (6) и наличие своеобразного склероциального тела неопределенного гриба (8). На детали 5 изображена спора очень похожая на телейтоспору *Puccinia*.

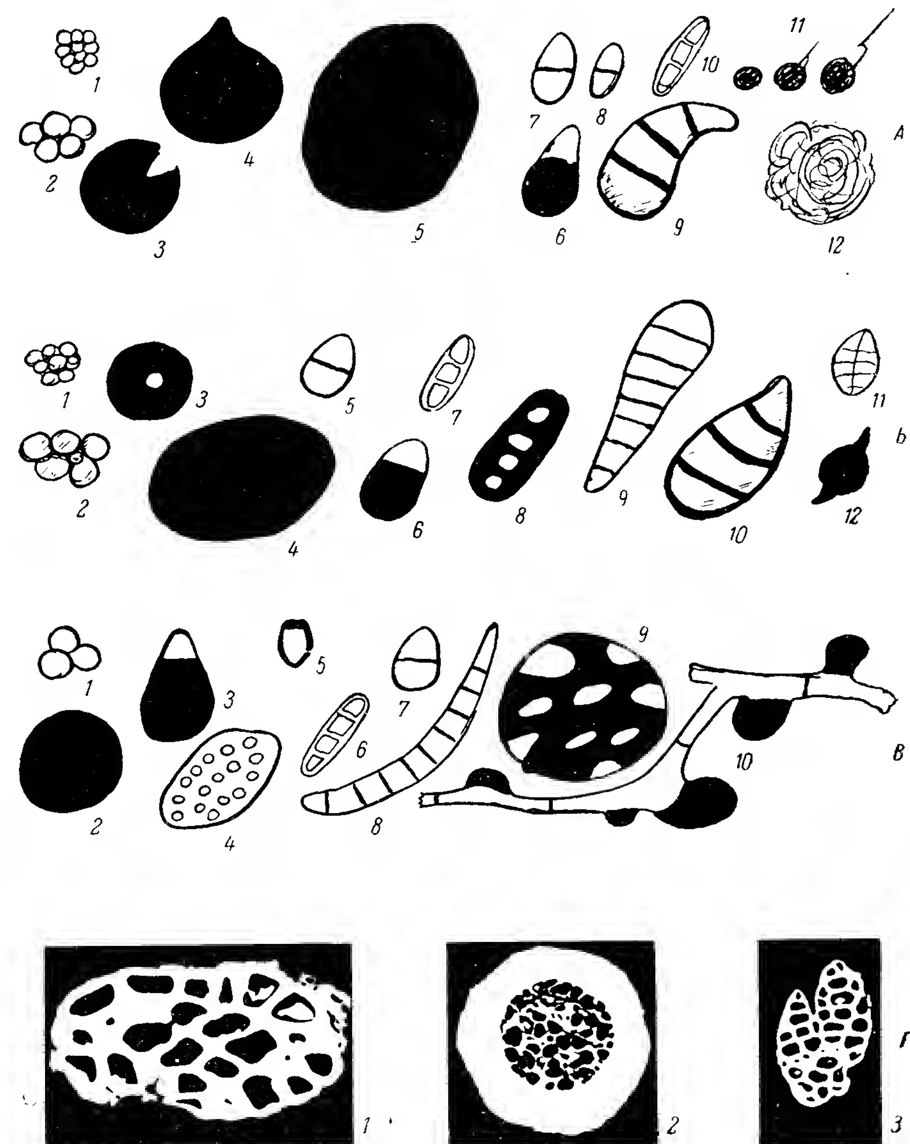


Таблица III (увел. 500)

А. Апт—альб район г. Туруханска.

1—4 — *Sporonites*; *6* — *Sporonites dubius* sp. n.; *7, 8* — *Diplodia*; *9* — *Brachysporium*; *10* — *Hendersonia*; *11* — неопределенная спора; *12* — мицелий.

Б. Апт—альб, район пос. Пировское.

1—4 — *Sporonites*; *5* — *Diplodia*; *6* — *Sporonites dubius* sp. n.; *7* — *Hendersonia*; *8* — неопределенная форма; *9* — *Coryneum*; *10* — *Brachysporium*; *11* — *Camarosporium*; *12* — *Chaetomium*.

В. Верх верхней юры—низ нижнего мела, район г. Енисейска.

1, 2 — *Sporonites*; *3* — *Sporonites dubius* sp. n.; *4* — неопределенная форма; *5* — *Sordaria*; *6* — *Hendersonia*; *7* — *Diplodia*; *8* — *Helmintosporium*; *9* — *Sporonites perforatus* sp. n.; *10* — мицелий.

Г. Формы бурых углей (по Е. Stach, 1952а, 1952б).

1 — *Sclerotites brandonianus* Stach.; *2* — склероций, характерный для среднегерманских мягких бурых углей; *3* — форма из угольной пыли.

Для характеристики сеноман-туронских отложений показаны два микоспектра: из Туруханска (табл. II, *В*) и из бассейна р. Сым (табл. II, *Г*). Как сходство, так и различие этих спектров видно довольно ясно. Микоспектр северного района (Туруханск) очень беден и основу его составляют споры типа *Sporonites* (*1—4*). Кроме того, укажем на спору типа *Hendersonia* (*6*) и неопределенную, трехклетную спору (*5*).

Микоспектр отложений бассейна р. Сым более богат. Здесь также довольно много спор типа *Sporonites* (*1—3*), есть и споры *Hendersonia* (*6*), но кроме того, в него входят формы, каких нет в спектре северного района: *Brachysporium* (*5*), *Coryneum* (*10*), *Diplodia* (*4*), *Chaetomium* (?) (*7*), *Camarosporium* (*8*) и своеобразная четырехклетная, неопределенная спора (*9*).

В табл. III (*А* и *Б*) показаны микоспектры осадков апт—альбского возраста из северной части изученной территории (Туруханск, *А*) и из ее южной части (пос. Пировское, *Б*). И в том и в другом спектре есть формы *Sporonites* (*А*, *1—5*, *Б*, *1—4*) и в очень значительном количестве. И здесь и там есть споры *Brachysporium* (*А*, *9*, *Б*, *10*), *Hendersonia* (*А*, *10*, *Б*, *7*), *Diplodia* (*А*, *7*, *8*, *Б*, *5*) и споры *Sporonites dubius* (*А*, *6*, *Б*, *6*).

Тем не менее в обоих спектрах есть формы, присущие только каждому из них.

В спектре Туруханска таким характерным элементом является спора, показанная на табл. III, *А*, *11*. Количество ее здесь очень велико; в одной капле можно насчитать несколько сот. К тому же нужно добавить, что спора такого типа выявлена только в этих образцах. На *А*, *12* показаны клубочки очень тонких, белых гиф, по-видимому, относящихся к этой же форме.

В спектре из района пос. Пировское значатся еще формы, каких нет в спектре Туруханска (табл. III, *Б*), *Coryneum* (*9*), *Chaetomium* (?) (*12*) и неопределенная, но весьма своеобразная форма (*8*).

Различие в составе микологических спектров одновозрастных (апт—альб) осадков из районов Туруханска и пос. Пировское свидетельствует о различиях во флоре и растительности в этих местах в указанное время. К такому же выводу приводят и результаты спорово-пыльцевого анализа данных отложений.

Своеобразен и микоспектр отложений горизонта верхняя юра—низ нижнего мела из района г. Енисейска (табл. III, *В*), где, кроме *Sporonites* (*1—3*), *Sordaria* (*5*), *Hendersonia* (*6*) и *Diplodia* (*7*), доминируют формы *Sporonites perforatus* (*9*), а также овальная перфорированная неопределенная форма (*4*).

Встречены и споры типа *Helmintosporium* (*8*). Для этих же микоспектров весьма показательна масса обрывков мицелия со вздутиями разного рода (*10*).

О месте, значении и возможностях палеомикологического метода при стратиграфии «безгласных» толщ можно судить по такому примеру.

Разрез скважины № 7 в районе Ср. Тунгуски в интервале 140—240 м складывается однообразными глинистыми и алевролитистыми породами и не представляется возможным разделить эту толщу по литологическому составу. Не обнаружено и каких-либо остатков животных организмов. Однако во всей толще рассеяны пыльца высших растений, споры папоротникообразных и остатки грибов. В спорово-пыльцевых спектрах образцов из верхней части скважины доминируют споры папоротникообразных, а в спектрах образцов из низов скважины преобладает пыльца голосеменных растений. Пыльца покрытосеменных растений в верхних горизонтах облигатный член спектра, но внизу она встречается спорадически и единичными зернами. Весь состав флоры высших растений, отраженный спектром, указывает на меловой возраст осадков.

Остатки грибов, встречающиеся по всему разрезу, также характерны для меловых отложений. Споры и пыльца высших растений и остатков грибов, обнаруженные при анализе, группируются в палинологические и микологические спектры, позволяющие расчленить эти осадки на 2 отдела: верхнемеловой и нижнемеловой. Сопоставляя результаты стратиграфического разделения толщи по двум указанным методам, получим следующую таблицу. Как видно из таблицы, в образцах №№ 4146 и 4152 доминируют споры грибов типов *Coryneum*, *Septonema* и *Hendersonia*. В образцах №№ 4153 и 4156 этих форм почти нет, на господствующее место в микоспектре выходят грибы типа *Brachysporium* и главным образом типа *Ceratosporium* (в образце № 4156 эта форма встречена в массе).

Опираясь на эти данные, границу между верхним и нижним мелом следует проводить в интервале 222—224 м. По данным же палинологического анализа, эта граница отбивается на уровне 219 м.

Как видно из этого примера, стратиграфическое расчленение осадочных толщ может быть проведено на основании данных палеомикологии.

Стратиграфическое расчленение толщи (разрез скважины № 7, район р. Средней Тунгуски)

№ образца	Глубина (в м)	Литологический состав	Некоторые формы		Возрастная индексация	
			спор и пыльцы	грибов	по данным палинологического анализа	по данным микологического анализа
4146	147.9	Алевролит серый песчанистый	Спор 29.5%, пыльцы голосеменных 70.0 и цветковых 0.5%	*Coryneum*, *Septonema*	Сеноман—турон	
4152	219.0	Глина коричневая алевролитистая	Спор 89%, пыльцы голосеменных 10 и цветковых 1%	*Hendersonia*, *Coryneum*	Апт—альб	Сеноман—турон
4153	222.9	Алевролит серый глинистый	Спор 28.5%, пыльцы голосеменных 73.0 и цветковых 1.5%	*Brachysporium*, *Ceratosporium*	Апт—альб	
4156	231.8	Алевролит	Спор 4.8%, пыльцы голосеменных 95.2%	Масса спор *Ceratosporium*	Апт—альб	

Смена в составе высших растений — переход доминирования от голосеменных к папоротникообразным, отраженная палинологическим спектром, отразилась и, может быть, еще более резко, в микоспектре. Не менее интересно отметить, что грибы типа *Ceratosporium*, по-видимому, паразитировали или на папоротникообразных, или на голосеменных, скорее на последних, так как пыльцы покрытосеменных в образцах почти нет. В последнее время за границей, в результате больших усилий многочисленных исследователей (Stach, 1930, 1952а, 1952б, 1957; Hoehne, 1954; Maacz u. Simonesics, 1956; Benes, 1954, 1956; Duparque и др., 1954, 1956, 1957; Havlena, 1957; Jachowicz, 1958; Kedves, 1959, 1960; Rao, 1959) выявилась значимость ископаемых грибов для стратиграфии и других разделов науки и практики. Так, например, согласно исследованию Яховица (Jachowicz, 1958), формы типа *Sporonites* — существенный элемент при стратиграфии карбоновых углей Польши. Особенно большие успехи имеют в этом направлении Штах (Stach) и его ученики. По их данным, многочисленные формы грибных склероциев характеризуют те или иные типы углей. Так, круглый склероций *Sclerotites brendonianus* Stach (табл. III, *Г*, *1*)— руководящая форма третичных бурых углей. Склероций, показанный на табл. III, *Г*, *2*,— характерная форма для среднегерманских мягких бурых углей.

Эти исследования выявили большое число ископаемых грибов-индикаторов не только ряда углей, но и позволили установить наличие форм грибов, присущих различным сортам натуральных коксов, угольных брикетов и даже угольной пыли. На табл. III, *Г*, *3* показана форма гриба из угольной пыли.

Изучение углей в палеомикологическом аспекте проводилось и в нашем отечестве, и краткое изложение этого вопроса имеется в капитальных трудах по петрологии углей (Жемчужников, 1934; Жемчужников и Гинзбург, 1960).

Однако эти исследования, к сожалению, не развивались с достаточной интенсивностью. Было бы чрезвычайно важно при работах такого рода устанавливать связь остатков грибов, определяемых на шлифах, с такими же формами в мацератах этих образцов.

Все с большей определенностью выясняется, что грибы в углях не акцессорный, случайный ингредиент, а существенный, и в ряде случаев, может быть, и главный фактор в процессе углеобразования. Уже давно (Renault, 1898) связывались биохимические процессы превращения остатков растительности в уголь с действием бактерий и сапрофитных грибов. В. И. Вернадский (1927, 1960а, 1960б) неоднократно указывал на значение грибов в процессах минерализации, протекающих в биосфере. «Каменные угли, связанные с древесной растительностью, — писал он, — не могут образоваться в результате их изменения. Необходимо иметь в виду, что эти замерзшие массы жизни, ранее чем в них начнутся процессы метаморфизма еще в биосфере переполнены жизнью — бактериальной, может быть, грибной» (1927 : 170). А. А. Любер (1954), характеризуя верхние горизонты углей Караганды, отметила стратиграфическое значение грибов и их роль в генезисе этих углей. Она пишет: «Общее обогащение фюзенезированным веществом происходит еще за счет своеобразных включений типа грибных склероций, называемых округлыми или округловато-угловатыми телами. Последние являются весьма характерными включениями данной части угленосной толщи, тогда как в средней и нижней частях карагандинской свиты они очень редки, а в аглиярииской не встречаются вовсе».

Поскольку грибная оболочка состоит из хитина, углевода с большим (до 7%) содержанием азота, то очевидно, что уголь, содержащий большое количество грибных остатков, значительно богаче азотом, чем другие угли, имеющие меньше ископаемой грибной массы. Это обстоятельство не может не отразиться на физико-химических и технологических качествах углей.

Период карбона — время образования больших угольных месторождений, в то же время, по-видимому, эпоха наибольшего развития грибов на земном шаре. Выяснение связи между этими двумя моментами не лишено теоретического и практического интереса.

Фактов и наблюдений, существенных замечаний о роли грибов в процессах минерализации известно не мало, но они вкраплены часто отдельными строчками на страницах изданий самого различного рода (геологических, биологических, ботанических, микологических, палеонтологических и т. д.). Эти многочисленные и ценные сведения о миколитогенезе не собраны и не рассмотрены под единым углом зрения. А роль низших растений — грибов — в процессах литогенеза весьма велика; это видно хотя бы по роли лишайников (симбионтов гриба и водоросли) в процессах выветривания и почвообразования, что показал еще Б. Б. Полынов (1945, 1953). «Литофильной растительности, в частности литофильным лишайникам, — писал он, — принадлежит крупная геологическая роль. Они являются прямыми и непременными агентами денудации. Их деятельность, характерная для фазы глиптогенеза, готовит материал не только для континентальных отложений, но и для литогенеза в широком смысле этого слова» (1945).

Остатки ископаемых грибов не только позволяют разрешать вопросы стратиграфии и литогенеза, но и дают возможность судить о климате, фитоценозах и физико-географической среде прошлых эпох.

Среди грибов не мало убиквистов, но есть большое число форм, довольно сильно ограниченных в своем распространении теми или иными факторами среды.

Достаточно просмотреть ряд микологических публикаций, появившихся в нашей печати за последние годы (Запрометов, 1926, 1928; Ячевский, 1933; Траншель, 1939; Головин, 1944, 1947, 1950, 1956а, 1956б, 1957, 1958а, 1958б; Бондарцев, 1953; Калымбетов, 1956; Томилин, 1957, 1959), чтобы убедиться в том, насколько четко грибной фитоценоз отражает экологическую обстановку и быстро реагирует на ее изменение. «Многие грибные формы, — писал А. А. Ячевский, — настолько характерны для известных сообществ, что одного их присутствия совершенно достаточно для характеристики некоторых ассоциаций. Так, например, в ассоциации Pinetum callunosum вполне типичным оказывается *Polyporus perrenis* Fr., *Thelephora terrestiris* и *Lactarius rufus* Fr.». Примеров подобного рода множество на страницах указанных выше статей, а особенно в работах П. Н. Головина (1944, 1947, 1956б).

Остатки грибов сем. *Microthyriaceae* обнаружены в третичных отложениях с. Бельск, с. Вараковка, по р. Мурожной, а также во многих пунктах Западно-Сибирской низменности, в Гренландии и даже на о. Элсмир (77° с. ш.).

Учитывая биологические особенности современных представителей сем. *Microthyriaceae*, обитающих в тропической зоне в местах с повышенной влажностью (по Arnaud [1918] до 1000 мм осадков в год), нужно предполагать, что на всей территории Западно-Сибирской низменности, Гренландии и о. Элсмир в палеогене был теплый, влажный климат и произрастали высшие растения — хозяева грибов этого семейства (падуб, подокарпус и др.).

Из всего вышеизложенного выясняется чрезвычайно широкое распространение остатков грибов в палеозойских, мезозойских и кайнозойских осадочных породах земного шара. Эти остатки, обнаруживаемые в процессе палинологического анализа, при мацерации углей или в шлифах последних являются весьма ценными объектами для палеомикологии. Черпая из этих по существу неиссякаемых источников обильные и многообразные материалы, можно и должно использовать их для обогащения наших теоретических познаний в области палеомикологии и вместе с тем это будет способствовать разрешению практических задач геологии, стратиграфии, петрографии и в ряде других областей.

Уже кратко изложенные здесь, сравнительно небольшие исследования позволили выделить из мезо-кайнозойских осадочных толщ на территории юго-восточной части Западно-Сибирской низменности около 100 форм ископаемых грибов; среди них выявлены формы, подобные грибам современных родов: *Brachysporium*, *Coryneum*, *Ceratosporium*, *Diplodia*, *Hendersonia*, *Sordaria*, *Septonema*, сем. *Microthyriaceae* и др. При этом учтена и обработана только часть материала. Исследования показали, что, располагая этими, сравнительно небольшими данными, можно с успехом использовать их для стратиграфии рыхлых, «безмолвных» отложений обширных территорий Западной Сибири.

Вполне понятно, что на данной стадии развития палеомикологический метод не является достаточно совершенным. Но в таком же состоянии был и метод спорово-пыльцевого анализа, когда его созидали пионеры нашей отечественной палинологии — В. Н. Сукачев (1906а, 1906б), В. С. Доктуровский (1920), М. И. Нейштадт (1928), К. К. Марков (1931), В. П. Гричук (1937), С. Н. Наумова (1938) и др.

Известно, какие трудности, ошибки, недоразумения преодолевает палеонтология в целом и каждый ее раздел в процессе своего развития. Не минует этого и палеомикология, и не мало недостатков такого рода заключается и в этом сообщении.

Тем не менее уже теперь выявились комплексы и отдельные формы ископаемых грибов, характерные как для слоев того или иного возраста в разных районах, так и для толщ разного возраста в одних и тех же районах. При этом оказалось, что микоспектры из одновозрастных горизонтов на севере, в центре и на юге исследованной территории неодинаковы, а многие формы грибов появились на различных участках в разное время. Некоторые формы на юге этой территории встречаются в более старых отложениях, а на севере в более молодых.

То же самое было обнаружено мною и в результате спорово-пыльцевого анализа и особенно ярко это выявилось на группе цветковых растений. По-видимому, ряд грибов развивался сапрофитно или паразитиро-

вал на покрытосеменных растениях, появляясь и распространяясь по территории вместе с последними.

Новейшие исследования ископаемых грибов (см. иностранную литературу) не только позволили выявить их стратиграфическое значение и формы, характерные для того или иного рода углей, натуральных коксов, брикетов и даже угольной пыли, но и установить влияние грибных компонентов на физико-химические и технологические свойства углей.

Все больше и больше выявляется значение грибов как активных агентов в формировании углей и в литогенезе в широком смысле слова. Остатки ископаемых грибов, так же как и остатки высших растений, могут быть с успехом использованы для восстановления климата, географии, фитоценозов и других элементов среды прошлого. Наконец, вовлечение в сферу исследований остатков грибов указанными выше методами позволяет классифицировать их и идентифицировать с современными представителями микофлоры, вместе с этим для микологии открывается новый путь, доселе закрытый, путь к выявлению эволюции одного из низших типов растений — грибов.

Соображения, изложенные здесь, позволяют связать отдельные элементы палеомикологии и обозреть их с единой, более широкой точки зрения во взаимосвязи с другими факторами биосферы.

Итак, микроскопическое изучение более чем 600 образцов мезо-кайнозойских осадочных пород из выработок на территории юго-восточной части Западно-Сибирской низменности и Енисейского кряжа выявило здесь широкое и обильное распространение ископаемых грибов великолепной сохранности, они обладают четко выраженной морфологической структурой, позволяющей исследовать их современными методами микроскопической техники и идентифицировать с современными формами. Из этих остатков было выделено около 100 форм, среди которых, в частности, удалось идентифицировать формы типов *Brachysporium*, *Camptoum*, *Ceratosporium*, *Coryneum*, *Cladosporium*, *Diplodia*, *Hendersonia*, *Microthyriaceae*, *Phragmidium*, *Septonema*, *Sordaria*, *Steganosporium* и др.

Исследования показали, что в распределении остатков грибов в толщах земли наблюдается определенная закономерность, такая же как и в распределении пыльцы высших растений и спор папоротникообразных, а именно: микоспектры образцов одного и того же возраста, но из разных участков определенной территории (юг, центр, север) не одинаковы, так же как не одинаковы и спорово-пыльцевые спектры этих участков; это свидетельствует о неоднородности растительности на отдельных участках данной территории в определенном отрезке геологического времени (начиная с нижнего мела).

Результаты настоящего исследования, так же как и данные других авторов, опубликованные за последние 10 лет, показывают, что остатки ископаемых грибов, получаемые при мацерации осадочных пород различного литологического состава, а особенно углей, являются материалом весьма ценным для разрешения задач науки и практики.

В заключение приношу благодарность Н. Н. Головину за помощь в процессе этой работы, а также В. Н. Савичу, Л. А. Куприяновой и многим микологам, палинологам, биологам, палеоботаникам и геологам Ленинграда, оказавшим внимание и поддержку идеям и работе автора.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В. И. (1948). Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 118, 3. — Бенеш К. (1960). Палеомикология — новое направление микроскопических исследований углей. Изв. АН СССР, сер. геолог., 11. — Бондарцев А. С. (1953). Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. — Бондарцев А. С. (1960). Ископаемый гриб из рода *Ganoderma*. Бот. журн., 10.—Вернадский В. И. (1927). Очерки геохимии. — Вернадский В. И. (1960а). Химический состав живого вещества в связи

с химией земной коры. Избр. соч., 5. — Вернадский В. И. (1960б). Биосфера. Избр. соч., V. — Головин П. Н. (1944). Закономерности распределения микологической флоры на Памире. Изв. Тадж. ФАН СССР, 8. — Головин П. Н. (1947). Экологические типы грибов Средней Азии. Изв. АН УзССР, 5. — Головин П. Н. (1950). Новые виды грибов Средней Азии. Тр. Ср.-Аз. гос. унив., нов. сер., XIV. Биолог. науки, 5. — Головин П. Н. (1956а). Мучнисто-росяные грибы *Erysiphaceae* рода *Leveillula* Arnaud. Бот. матер. отд. споров. раст. БИНа АН СССР, II, 10. 1. — Головин П. Н. (1956б). Очерк грибной флоры Кара-Кумов. Тр. БИНа АН СССР, сер. II, 10. — Головин П. Н. (1957). Филогения грибов. Тез. докл. делегатск. съезда ВБО. — Головин П. Н. (1958а). Обзор родов сем. *Erysiphaceae*. Сб. работ Инст. прикл. зоолог. и фитопатолог., 5. — Головин П. Н. (1958б). Понятие о виде в микологии. В сб.: Проблема вида в ботанике. — Гричук В. П. (1937). Новый метод обработки осадочных пород для целей пыльцевого анализа. Тр. советск. секц. Международн. ассоц. по изуч. четвертичн. пер., 3. — Доктуровский В. С. (1918—1920). Материалы по изучению болот. Вестн. торф. дела, 4. — Ергольская З. В. (1930). Описание макроскопического строения угля пласта «Мощного» Черногорских копей Минусинского бассейна. Тр. главн. геолог.-развед. упр., 4. — Жемчужников Ю. А. (1934). Введение в петрографию углей. — Жемчужников Ю. А. и А. И. Гинзбург. (1960). Основы петрологии углей. — Залесский М. Д. (1914). Очерк по вопросу образования угля. — Залесский М. Д. (1915). Естественная история одного угля. Тр. Геолком, нов. сер., 139. — Запрометов Н. Г. (1926). Материалы по микофлоре Средней Азии, I. — Запрометов Н. Г. (1938). Материалы по микофлоре Средней Азии, II. — Кальмбетов Б. К. (1956). Микофлора юго-западной Туркмении. Тр. БИНа АН СССР, сер. II, 11. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. — Куприянова Л. А. (1960). О работе палеоботанической секции IX Международного ботанического конгресса. Бот. журн., 8. — Курсанов Л. С. (1940). Микология. — Ларищев А. А. (1956). О некоторых редких остатках грибов из третичных отложений. Тр. томск. гос. унив., 135. — Любер А. А. (1954). Сравнительная петрологическая характеристика угольных пластов различных свит Караганды. Тр. лаб. геолог. угля АН СССР, 11. — Малявкина В. С. (1949). Определитель спор и пыльцы. Юра—мел. Тр. Всесоюзн. нефтян. геолог.-развед. инст., нов. сер., 33. — Марков К. К. (1931). Развитие рельефа северо-западной части Ленинградской области. Тр. геолог.-развед. упр. ВСНХ СССР, 117. — Наумова С. Н. (1938). Споры и пыльца углей СССР. Тр. XVII сессии Международн. геолог. конгресса, СССР (1937), 1. — Нейштадт М. И. (1928). Изучение истории лесов и климата путем анализа пыльцы в торфе. Краевед., 6. — Полынов Б. Б. (1945). Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. Почвовед., 7. — Полынов Б. Б. (1953). О геологической роли организмов. Вопр. геогр., 33. — Попов Н. А. (1959). Ископаемые грибы в третичных отложениях Енисейского кряжа. ДАН СССР, 128, 4. — Попов Н. А. (1960). Остатки третичных грибов *Microthyriaceae* в Приенисейской части Западно-Сибирской низменности. ДАН СССР, 131, 5. — Сукачев В. Н. (1906а). Материалы по изучению болот и торфяников степной области южной России. Зоринские болота Курской губернии. Изв. СПб. лесн. инст., XIV. — Сукачев В. Н. (1906б). Материалы по изучению болот и торфяников озерной области. Тр. пресноводн. биолог. станц. СПб. общ. естествоиспыт., II. — Сухов Н. М. (1957). Ископаемые грибы в Приднепровье. Природа, 9. — Сьюорд А. Ч. (1937). Века и растения. — Тимофеев Б. В. (1959). Древнейшая флора Прибалтики и ее стратиграфическое значение. — Томилин Б. А. (1957). Обзор микромицетов Курской области. Бот. журн., 2. — Томилин Б. А. (1959). Ржавчинные грибы (*Uredinales*) Курской области. Бот. журн., 7. — Траншель В. Г. (1939). Обзор ржавчинных грибов СССР. — Чигуряева А. А. (1953). Материалы по микроскопическим остаткам ископаемых грибов из третичных отложений СССР. Бот. матер. отд. споров. раст. БИНа АН СССР, 9. — Чигуряева А. А. (1956). Атлас микроспор из третичных отложений СССР. — Шмальгаузен И. Ф. (1884). Материалы к третичной флоре юго-западной России. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 7, 12. — Ярмоленко А. В. (1934). Об ископаемом актиномицете. Тр. БИНа АН СССР, сер. II, 2. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Arnaud G. (1918). Les Asterinées. Theses presentées à la faculté des sciences de Pari. — Barnett H. Z. (1956). Illustrated Genera of imperfect Fungi. — Benes K. (1954). Die fossilen Bacterien in der Karbonkohle. Geologie, 3, 8. — Benes K. (1956). Neue Erkentnisse aus dem Gebiet der Paläomykologie der Kohle. Freiberger Forsch. C., 30. — Bradly W. H. (1931). Origin and microfossils of the oil shales of the Green River formation of Colorado and Utah. U. S. Geol. Survey. Prof. Paper., 108. — Cookson I. C. (1947). Fossil fungi from tertiary deposits in the southern hemisphere. The Proc. of the Linn. Soc. of N. S. Wales. — Duparque A., C. Delattre. (1953). Caracteristiques microscopiques des sclerotes et spores champhygnons des houilles et des antracites. Ann. Soc. Geol. du Nord., 73. — Duparque A., F. Judas. (1956). Les sclerotes et corpuscules sclerotiformis dans les veienes des houille du Nord et du Pas-de-Calais. Ann. Soc. Geol. Nord., 75. — Duparque A., F. Judas. (1957). Les sclerotes l. s. de la veiene Beamont de l'ancienne Concession de Lievin. Ann. Soc. Geol. Nord., 76. — Edwards W. N. (1922). An

eocene microthyriaceous fungi from Mull, Scotland. The British Micol. Soc. Trans., 8. — Ellis D. (1918). Phycomycetous Fungi from the English lower cool Measures Pros. R. Soc. Edinbourg, 38. — Felix J. (1894). Studien über fossile Pilze. Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesselschaft., 46. — Havlena V. (1957). Geologie a petrographie uhelnych sloji zaclarskych vrstev dolu Jan Tverna (Lampertice u. Zaclare) Sb. Ustredn ustavu Geol. Odd. geol., 23, 2. — Hirmer M. (1927). Handbuch der Paläobotanik. — Hoehne K. (1954). «Sklerokoll» ein neuer Bestandteil von Duriten und ämtlichen Bildungen. Geologie. 3, 3. — Jachowicz A. (1958). Problemy stratygraficzne w gornoslaskim karbonie productywnym w swietle badan mikrosporowych. Kwart. Geol., 2, 3. — Kedves M. (1959). Palynologische Untersuchungen der miozänen Braunkohlen der Herend 13 Bochrung. Acta Univ. Szegediensis. Acta Biol., Nov. Ser., V, 3—4. — Kedves M. (1960). Palinologische Untersuchungen an Braunkolden von Värpalota. Acta Univ. Szegedensis. Acta Biol., Nov. Ser. VI, 1—4. — Kilitermann S. (1958). Diluviale Pilzreste von Eringsdorf. Ber. deutsch. bot. Geselsch., 54, 18. — Leschik G. (1952). Microbotanisch-stratigraphische Untersuchung der Jungpliozänen Braunkohle von Buchenau. Paleontograph., 32. B. — Maacz G. J. u P. Simonesics. (1956). Braunkohlen-untersuchungen aus dem Kohlenrevier von Borsod II. Acta Univ. Szegediensis, Acta Biol., Nova ser., II. — Meschinelli A. (1898). Fungorum fossilium omnium hucusque cognitorum iconographica. — Nathorst A. G. (1915). Tertiäre Pflanzenrest aus Ellesmere-Land. Rep. 2nd Norwegian Arctic Exped. in the Fram. 1898—1902, 35. — Pampaloni L. (1902). I resti organici nel disodile di Melilli in Sicilia. Paleontograph. Italica, 8. — Potonie R. (1934). Zur Microbotanik des eocenen Humodiles des Geiseltales. Arbeit aus Inst. Paleobot. und Petrographie d. Brennsteine, 4. — Rabenhorst L. G., Winter. (1884—1920) Die Pilze. — Radforth N. W. a. G. E. Rouse. (1954). The classification of recently discovered cretaceous plant microfossils of potential impertance to the stratigraphy of western Canadian coals. Canadian Journ. of Bot., 32, 1. — Rao A. R. (1959). Fungal remains from some tertiary deposits of India. Paleobotany, 7, 7. — Renault B. (1898). Sur la constitution des lignites. Naturalist, 20. — Rosendahl C. O. (1943). Some fossil fungi from Minnesota. Bull. of the Torrey Bot. Club. 70, 2. — Stach E. (1930). Die mikroskopische Untersuchungen von Braunkohlenstaub. Zeitschr. prakt. Geol., 38. — Stach E. (1952a). Braunkohlenmikroskopie. В кн.: H. Freund «Handbuch der Mikroskopie in der Technik», 2. — Stach E. (1952б). Mikroskopie natürlicher Kokse. В кн.: H. Freund «Handbuch der Mikroskopie in der Technik». — Stach E. u. W. Pichardt. (1957). Pilzreste (Scleronit) in paläozoischen Stein-Kohlen. Paläontol. Zeitschr., 31, 3—4. — Thiergart F. (1940). Die Mikropaläontologie als Pollenanalyse im Dienst der Braunkohlenforschung. Schrift aus der Gebiet der Brennstoff. Geol., 13. — Thomson P. W. u. H. Pflug. (1953). Pollen und Sporen des mitteeuropaischen Tertiärs. Paleontograph., 94.

Казачинская экспедиция
Красноярского геологического управления,
с. Б. Мурта.

FOSSIL FUNGI OF THE WEST-SIBERIAN PLAIN AND OF THE YENISEY RIDGE, THEIR SIGNIFICANCE FOR THE SOLUTION OF SOME PROBLEMS OF GEOLOGY, STRATIGRAPHY AND PALAEOGEOGRAPHY.

By P. A. Popov

SUMMARY

Microscopic studies of over 600 samples of Meso-Cenozoic sedimentary rocks from the excavations on the territory of the south-eastern part of the West-Siberian Plain and of the Yenisey Ridge have revealed the wide and abundant distribution of excellently preserved fossil fungi all over this area. Distinct morphological structure of these fungi made it possible to investigate them, using the most recent methods of microscopic technique, and to compare and identify them with the recent forms. About 100 forms of fungi have been distinguished among these remains.

It has been shown by this investigation that the remains of fungi are distributed among the layers of different age in accordance with a definite principle, like the pollen of higher plants and the spores of *Pteridophyta*. The micospectra of the samples of the same age, but from different localities within the territory investigated (south, centre, north) are not identical, which indicates that the different parts of this territory had different vegetation during a definite span of geological time (beginning from the Lower Cretaceous).

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 11

Г. Н. Белостоков

О СТРОЕНИИ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

С 6 таблицами рисунков

(Получено 11 XII 1961)

Для выяснения условий прорастания семян большое значение имеет изучение их строения. Как известно, нередко бывает трудно получить всходы у некоторых древесных растений. Это объясняется различными причинами: отсутствием зародыша, быстрым отмиранием его, затрудненным прорастанием, которое зависит от определенного строения околоплодника или семенной кожуры, неблагоприятными внешними условиями (Hegelmaier, 1878; Цабель, 1882; Кузнецов, 1912; Курдиани, 1914; Каппер, 1926; Годнев, 1932; Л. А. Иванов, 1939; Тольский, 1950; Петров, 1952; Николаева, 1953; Прозина, 1953; Юдин, 1957, и др.).

Степень развития семян неодинакова у одних и тех же растений. Она изменяется в пределах генеративных побегов, а также в различных секторах крон древесных растений, ориентированных по странам света. Поэтому необходимо изучать все эти явления и определить участки крон для каждой древесной породы, в которых развиваются наиболее жизнеспособные семена (Янчевский, 1904, 1905; Иванов, 1913; Колпиков, 1939; Brink a. Cooper, 1940, 1947; Martin, 1946; Смирнов, 1949; Ярошенко, Григорян, Лавчан, 1953; Белостоков, 1961, и др.).

Часто непрорастание семян является следствием недоразвития или быстрой гибели зародыша: определение их жизнеспособности имеет большое значение. При этом важно установить последовательность отмирания тканей и органов зародыша (Навашин, 1893; Кобранов, 1911; Findeis, 1917; Thomson, 1927; Пузанов, 1929; Steinbauer, 1937; Раскатов, 1951; Челядинова, 1953, и др.).

На прорастание семян большое влияние оказывает их вес, который, очевидно, коррелирует с определенным развитием зародыша и обеспеченностью его питательными веществами. Более крупные семена обладают лучшей всхожестью и образуют более жизнеспособные проростки (Богатов, 1895; Покалюк, 1905; Кобранов, 1924; Кузнецов, 1925; Нестерчук, 1939; Владимирова, 1953, и др.).

Несмотря на важность изучения анатомического строения семян древесных растений, этому вопросу все же уделяется мало внимания. В связи с этим и была выполнена настоящая работа. Исследованные семена частично были собраны в лесах Смоленской области, остальные получены из Главного ботанического сада АН СССР и дендрария Брянского лесного института. Микротомные срезы семян изучались под микроскопом.

Строение семян хвойных

Строение семян хвойных было изучено у следующих видов: *Pinus koraiensis*, *P. silvestris*, *P. resinosa*, *P. banksiana*, *P. funebris*, *P. pallassiana*, *Picea excelsa*, *P. glauca*, *P. mariana*, *P. rubens*, *P. canadensis*, *Larix dahurica*, *L. europaea*, *L. sibirica*.

Формирование семян отмеченных древесных пород в общих чертах происходит сходным образом. Оплодотворенная яйцеклетка одного из

архегониев делится на две клетки, из которых базальная становится материнской клеткой подвеска, а терминальная — материнской клеткой зародыша. Материнская клетка подвеска многократно делится, образуя длинный подвесок, который вдвигает материнскую клетку зародыша в эндосперм.

После этого происходит деление материнской клетки зародыша, приводящее к формированию многоклеточного шаровидного образования; оно растет затем быстрее в продольном направлении. Возникает предзародыш продолговатой формы (табл. 1, *Г*).

Предзародыш — белого цвета, состоит из мелких, округлых меристематических клеток, покрытых снаружи тонким эпидермисом. Во внутреннем строении предзародыша никакой дифференцировки отмечено не было. Внешнее строение его также очень простое. Тем не менее предзародыш представляет собой определенный этап в морфологическом развитии зародыша, характеризующийся образованием двух точек роста. Точка роста, граничащая с подвеском, является морфологически нижней, формирующей в процессе дальнейшего развития зародышевый корешок; морфологически верхняя дает начало зачаточному побегу. Нижняя точка роста более узкая по сравнению с верхней. В это время предзародыш достигает небольших размеров, например у сосны обыкновенной около 1 мм. Формообразовательные процессы в верхней точке роста совершаются вначале интенсивнее, чем в нижней.

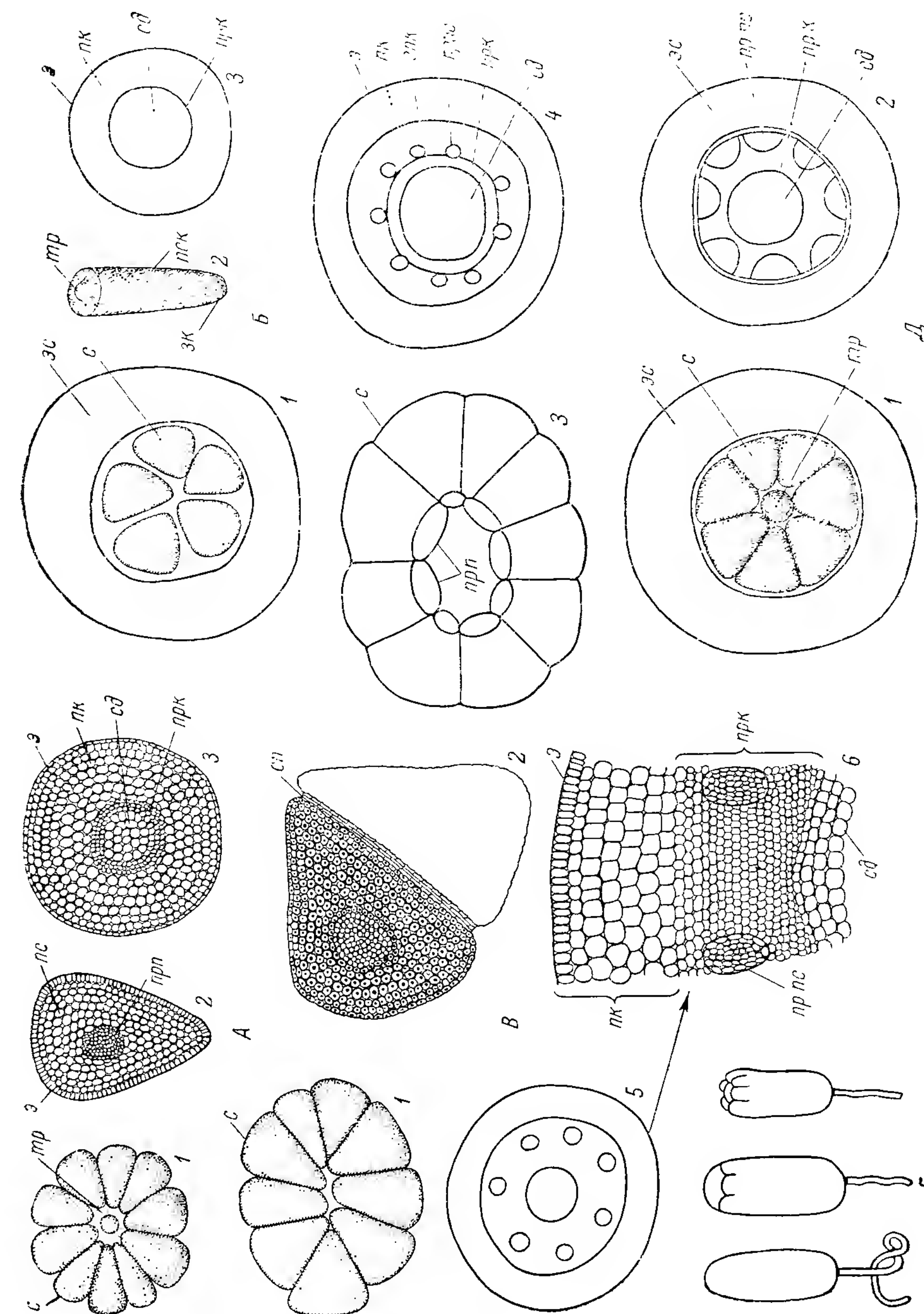
Новый этап в формировании зародыша связан с возникновением семядолей. Образование семядолей означает превращение предзародыша в зародыш (табл. 2, *К—У*). Формирование семядолей у зародыша хвойных древесных растений, насколько нам известно, не отражено в литературе. Наши наблюдения показали, что верхняя точка роста, достигнув определенной степени развития, начинает функционировать подобно настоящему конусу нарастания. Несколько ниже ее по окружности возникают отдельные меристематические бугорки — зачатки будущих семядолей. Число таких зачаточных бугорков у зародышей одного и того же вида может быть различно. Количество возникающих бугорков определяется числом инициальных клеток. Но чем определяется число инициальных клеток, нам установить не удалось. Можно только предположить, что число образующихся зачаточных бугорков до некоторой степени связано с объемом верхней точки роста. Более крупные точки роста способны заложить и большее количество зачатков будущих семядолей.

Начало образования семядолей является в то же время началом внутренней дифференцировки образовательной ткани формирующегося зародыша. Ко времени заложения семядолей ранее однородная меристематическая ткань предзародыша ясно разделяется на три зоны образовательных клеток. Наружная зона клеток дает начало эпидермису, средняя — паренхиме первичной коры, внутренняя — центральному цилиндру зародыша. Наружная и средняя зоны состоят из округлых клеток; при этом клетки первой зоны заметно меньше, чем во второй, клетки центрального цилиндра наиболее крупные и слегка вытянуты в продольном направлении.

Таблица 1

Строение зародышей хвойных древесных пород.

А (*1—3*) — зародыш *Pinus koraiensis*: *1* — семядоли и точка роста, *2* — поперечный разрез семядоли, *3* — поперечный разрез гипокотиля; *Б* (*1—3*) — зародыш *Pinus silvestris*: *1* — поперечный разрез гипокотиля в месте перехода семядолей в гипокотиль, *2* — гипокотиль, *3* — схема поперечного разреза гипокотиля; *В* (*1—6*) — зародыш *Picea excelsa*: *1* — расположение семядолей вокруг точки роста, *2* — анатомическое строение семядолей, *3* — поперечный разрез в области перехода семядолей в гипокотиль, *4* и *5* — формирование прокамбиального кольца, *6* — анатомическое строение гипокотиля; *Г* — формирование семядолей у зародыша *Larix sibirica*; *Д* (*1*, *2*) — зародыш *L. sibirica*: *1* — семядоли и точка роста, *2* — поперечный разрез верхней части гипокотиля. *с* — семядоли, *тр* — точка роста, *э* — эпидермис, *пс* — паренхима семядолей, *прк* — прокамбиальное кольцо, *эс* — эндосперм, *пск* — подсемядольное колено, *зк* — зачаточный корешок, *пк* — паренхима коры, *сд* — сердцевина, *сп* — соединительная паренхима, *прпс* — прокамбиальные пучки семядолей, *зпк* — зачаточное прокамбиальное кольцо, *прп* — прокамбиальные пучки.



Возникшие зачатки семядолей начинают заметно увеличиваться в размерах. Несколько позже отдельные бугорки зачаточных семядолей срастаются между собой. Своеобразен и характер роста семядолей. Они растут своей верхушкой и затем заметно разрастаются в средней части, но не растут основанием, в результате чего базальная их часть всегда уже средней части. Ткань, которая соединяет между собой отдельные семядоли, можно назвать соединительной паренхимой; вместе с формирующимися семядолями она образует семядольное кольцо вокруг верхней точки роста (табл. 1, *А*, *1*, *В*, *1*, *2*).

Соединительная паренхима связывает между собой отдельные семядоли до тех пор, пока они не достигнут заметных размеров и характерной формы. После этого она начинает разрушаться по направлению от верхней части семядолей к их основанию. В результате этого семядоли становятся свободными относительно друг друга. На образование семядолей конусом нарастания затрачивается значительное количество образовательной ткани, поэтому после их возникновения точка роста уменьшается в размерах, покрывается ими и приобретает вид небольшого бугорка (табл. 1, *А*, *1*, *Д*, *1*).

Одновременно с образованием семядолей происходит дифференциация их внутренней структуры. Прежде всего в них возникает прокамбиальный пучок. Прокамбиальные пучки образуются первоначально в семядолях, затем они продолжаются в подсемядольное колено зародыша, сохраняя свою индивидуальность (табл. 1, *А*, *2*, *В*, *2*).

Вполне развитые зародыши хвойных имеют следующее строение: семядоли (первичные листья), точки роста стебля, подсемядольное колено (зародышевый стебель), зачаточный корешок. Длина зародышей различна, наибольшей длины они достигают у кедра корейского — 5 мм, сосны обыкновенной — 4 мм, ели обыкновенной и лиственницы сибирской — 3.5 мм (табл. 2, *К*—*У*).

Зародыши хвойных имеют различное количество семядолей; например, у кедра корейского их 9—10, у сосны обыкновенной — 9, у лиственницы европейской — 5—7. Размеры семядолей колеблются в пределах 1—1.5 мм.

Семядоли на поперечном разрезе имеют форму треугольников с округлыми внешними краями. Снаружи они покрыты эпидермисом, состоящим из округлых, мелких клеток, размеры которых в два-три раза меньше, чем у клеток паренхимы семядолей. Клетки эпидермиса имеют характер меристематических: они заполнены густой протоплазмой с находящимся в ней крупным ядром (табл. 1, *А*, *2*, *В*, *2*).

За эпидермисом следует паренхима семядолей, состоящая из многогранных клеток, заполненных протоплазмой и обладающих также крупным ядром. Размеры паренхимных клеток не везде одинаковы. Наиболее мелкие клетки находятся под эпидермисом и около центрального прокамбиального пучка, между ними располагаются более крупные клетки. В центре семядолей формируется прокамбиальный пучок, дающий начало проводящему пучку у проростка. Клетки прокамбиального пучка очень мелкие и на поперечном срезе кажутся пустыми, так как они прозенхимные и при приготовлении среза их содержимое вытекает.

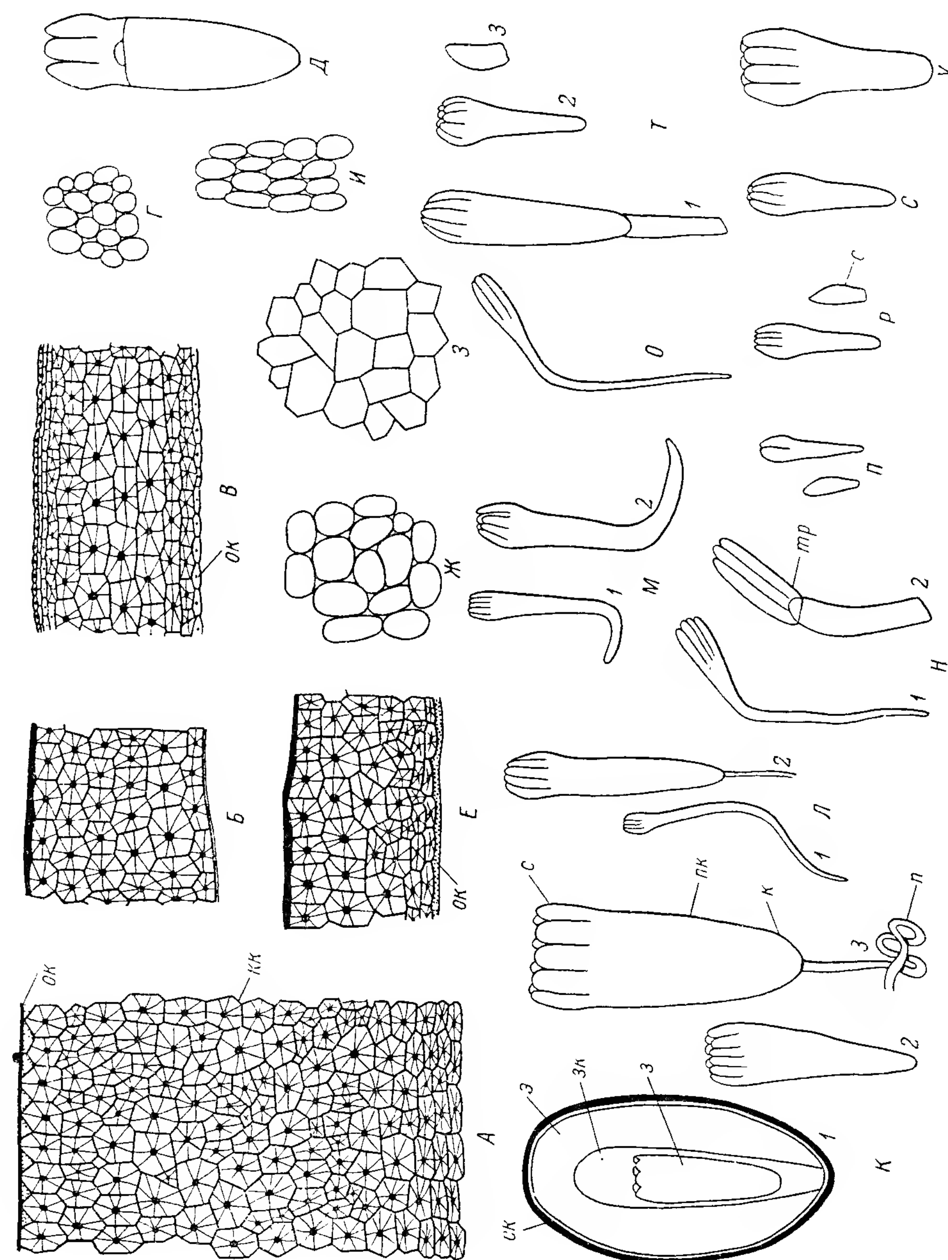


Таблица 2

Строение семенной кожуры и морфологическое строение зародышей семян хвойных древесных пород.

А — семенная кожура *Pinus koraiensis*; *Б* — то же у *Pinus silvestris*; *В* — то же у *Picea excelsa*; *Г* — клетки эндосперма *Larix sibirica*; *Д* — *L. europaea*; *Е* — семенная кожура *L. sibirica*; *Ж* — клетки эндосперма *Pinus koraiensis*; *З* — то же у *P. silvestris*; *И* — то же у *Picea excelsa*; *К* (*1*—*3*) — зародыш *Pinus koraiensis*: *1* — расположение зародыша в зародышевой камере, *2* и *3* — отпрепарированный зародыш кедра корейского *P. koraiensis*; *Л* (*1*, *2*) — зародыш *P. silvestris*; *М* (*1*, *2*) — зародыш *Pinus resinosa*; *Н* (*1*, *2*) — зародыш сосны черной; *О* — зародыш *Pinus banksiana*; *П* — зародыш *P. mariana*; *Р* — зародыш *Picea glauca*; *С* — зародыш *P. rubens*; *Т* (*1*, *2*, *3*) — зародыши *P. excelsa*; *У* — зародыш *Larix sibirica*. *ок* — облитерированные клетки, *кк* — каменистые клетки, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм, *зк* — зародышевая камера, *з* — зародыш, *с* — семядоли, *пк* — подсемядольное колено, *к* — корешок, *п* — подвесок, *тр* — точка роста.

Подсемядольное колено имеет на поперечном срезе округлую форму, в продольном направлении оно вытянуто в виде цилиндра. Снаружи подсемядольное колено покрыто тонкой пленкой кутикулы, за которой следует эпидермис. Форма клеток однослойного эпидермиса здесь уже несколько иная: они вытянуты в радиальном направлении. За эпидермисом располагается паренхима первичной коры, состоящая из крупных, округлых паренхимных клеток. Клетки ее сравнительно плотно прилегают друг к другу и лишь изредка встречаются межклетники (табл. 1, *А*, *3*).

Паренхима первичной коры граничит с прокамбиальным кольцом зародышевого стебелька. Как уже отмечалось, прокамбиальные пучки первоначально образуются в семядолях и затем продолжаются в подсемядольное колено как семядольные следы. В подсемядольном колене они возникают в периферической части центральной меристематической зоны. Семядольные прокамбиальные следы, образовавшиеся в подсемядольном колене, оказывают стимулирующее влияние на меристематические клетки, находящиеся между ними. Последние приходят в деятельное состояние, делятся тангентальными перегородками и образуют прокамбиальное кольцо, ясно заметное на поперечных срезах (табл. 1, *В*, *3*, *В*, *4—6*). У ели, например, оно состоит из наружных и внутренних мелких клеток, граничащих с паренхимой коры и окружающих сердцевину. В массе клеток прокамбиального кольца заметны прокамбиальные пучки — семядольные следы, количество которых равно числу семядолей.

Сердцевина гипокотиля состоит из округлых паренхимных клеток, напоминающих клетки паренхимы коры (табл. 1, *А*, *3*, *В*, *6*). Таким образом, рассмотрев анатомическое строение подсемядольного колена, можно заключить, что зародышевый стебелек обладает уже в семени зачаточной первичной структурой стебля. Ясно различаются основные зоны стебля первичного строения — эпидермис, коровая паренхима, прокамбиальное кольцо и сердцевина. При окончании формирования первичной структуры гипокотиля проростка существенной дифференцировке подвергается прокамбиальное кольцо, но остальные зоны стебля претерпевают гораздо меньшие изменения.

Подсемядольное колено на конце переходит в зародышевый корешок, если так можно назвать базальное образование зародыша семян. Как морфологически оформленный орган, более или менее обособленный, зачаточный корешок обнаружен не был. Отмеченная анатомическая структура подсемядольного колена наблюдается почти по всей его длине и только в самом низу заменяется первичной меристемой. Следовательно, зародыши древесных хвойных не обладают зародышевым корешком, но они имеют инициальные меристематические клетки, впоследствии при прорастании семян формирующие зародышевый корешок. Ниже этой точки роста находится подвесок (табл. 2, *К—Т*).

Зародыши голосеменных растений окружены эндоспермом. Но клетки эндосперма только изредка срастаются с зародышем. В большинстве случаев эндосперм образует вокруг зародыша полость, которую можно назвать зародышевой камерой; в ней зародыш лежит более или менее свободно (табл. 2, *К*, *1*).

Зародышевая камера окружена эндоспермом не со всех сторон, в области подвеска она граничит с семенной кожурой. Эндосперм состоит из круглых, сравнительно крупных паренхимных клеток, которые содержат крахмал и жиры (табл. 2, *Г*, *Ж*, *3*, *П*).

Н. В. Цингер (1956) в семенной кожуре хвойных древесных растений выделяет три слоя: наружный и внутренний мясистые и средний каменистый. Такие же три слоя были обнаружены и нами у семян изученных хвойных древесных растений. У зрелых семян кожура снаружи покрыта слоем облитерированных клеток, пропитанных коричневым пигментом, за ним располагается слой каменистых клеток, достигающий различной мощности (у кедра корейского 14, у сосны обыкновенной 6, у ели обыкновенной 6,

у лиственницы сибирской 6—8 рядов клеток). Форма каменистых клеток в общем одинакова. Они — паренхимные, шестигранные, имеют толстые клеточные оболочки и небольшую полость. Толстые одревесневшие клеточные оболочки пронизаны простыми порами.

За мощным слоем каменистых клеток следует внутренний слой облитерированных клеток, которые у зрелых семян приобретают вид тонкой пергаментной пленки. Она непрочно срастается со слоем каменистых клеток и эндоспермом и легко отделяется от них (табл. 2, *А*, *Б*, *В*, *Е*).

Строение семян лиственных древесных растений

Строение семян лиственных древесных растений было изучено у следующих видов: клена остролистного (*Acer platanoides*), клена татарского (*A. tataricum*), клена зеленокорого (*A. tegmentosum*), клена ясенелистного (*A. negundo*), березы бородавчатой (*Betula verrucosa*), березы пушистой (*B. pubescens*), березы Ермана (*B. ermani*), березы приземистой (*B. humilis*), липы обыкновенной (*Tilia vulgaris*), липы мелколистной (*T. cordata*), дуба летнего (*Quercus pedunculata*), вяза гладкого (*Ulmus pedunculata*), тополя душистого (*Populus balsamifera*), осины (*P. tremula*), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*).

Семенная кожура изученных видов имеет различное строение. Обыкновенно в ней ясно различимы определенные слои клеток, которые отличаются друг от друга своим строением и выполняемыми функциями.

Строение семенной кожуры можно представить следующим образом, если построить ряд из пород со все возрастающей ее дифференциацией.

Наиболее простое строение имеет семенная кожура дуба, состоящая из округлых или нескольких облитерированных, довольно мелких клеток, располагающихся в 8—10 рядов и окрашенных в коричневый цвет. В коричневый цвет окрашены не только клеточные оболочки, но, по-видимому, дубильные вещества, скопляющиеся внутри клеток (табл. 3, *Г*).

Семенная кожура тополя душистого обладает уже некоторой дифференцировкой. Она состоит из двух слоев — слоя бесцветных клеток с извилистыми клеточными оболочками и слоя облитерированных клеток, слегка окрашенных в коричневый цвет (рис. 3, *В*). Сходное строение с тополями обнаруживает семенная кожура берез. Различие состоит только в том, что клетки ее в большинстве своем сдавлены и обладают более толстыми клеточными оболочками (табл. 3, *Б*).

Дальнейшее усложнение в строении семенной кожуры находим у *Ulmus*. У вяза гладкого семенная кожура покрыта эпидермисом, клетки которого крупнее, чем у следующего за ним слоя, состоящего из мелких, плотно расположенных в 2—3 ряда клеток. Ниже его находится слой из более крупных клеток (табл. 3, *Д*, *2*).

Анатомическое строение семенной кожуры у древесных растений не бывает вполне однородным. У ильма кожура местами состоит из эпидермиса, рыхлого среднего и плотного внутреннего слоев или из эпидермиса и более или менее однородных, уплотненных клеток. В некоторых местах средний рыхлый слой представлен паренхимными бесцветными клетками или они частично разрушаются, образуя ясно заметные межклетники. В семенной кожуре наблюдаются сосудистые пучки (табл. 3, *Д*, *1*, *2*).

Еще более дифференцирована семенная кожура кленов. По данным В. Г. Юдина (1957 : 264), у клена остролистного она состоит из одного слоя крупных клеток эпидермиса с утолщенными оболочками. Клетки заполнены слизистым содержимым светло-коричневого цвета. Под ним располагается несколько рядов облитерированных клеток наружного интегумента. Следующий слой семенной кожуры составляют несколько

лучше сохранившиеся клетки внутреннего интегумента, к которому
примыкает слой перисперма.

Наши наблюдения подтвердили в основном данные Юдина. Для
клена остролистного характерно образование крупных клеток эпидер-
миса, которые способны сравнительно быстро впитывать воду и ослиз-
няться. Клетки наружного интегумента не всегда являются облитерирован-
ными. Следующий за эпидермисом слой клеток может быть однородным
(табл. 3. *А*, *1—3*), не обнаруживающим различий в дифференциа-
ции наружного и внутреннего интегументов. Он насчитывает 14—15 ря-
дов паренхимных клеток, окрашенных в коричневый цвет. Ниже этого
хорошо развитого слоя располагается тонкий слой облитерированных
клеток нуцеллуса.

Семенная кожура кленов татарского и зеленокорого (табл. 3, *А*, *2*, *3*)
по структуре сходна с кожурой клена остролистного.

Семенная кожура рябины снаружи покрыта эпидермисом, ниже ко-
торого находится слой, состоящий из 4—6 рядов паренхимных, деревя-
нистых и окрашенных в коричневый цвет клеток наружного интегумента.
Далее следует слой сдавленных клеток внутреннего интегумента, окра-
шенных также в коричневый цвет (табл. *3*, *Е*).

Наиболее сложным строением обладает семенная кожура лип. Она
состоит из эпидермиса, клетки которого имеют кубовидную форму и раз-
меры которых во много раз меньше нижележащих. За ним следуют клетки,
вытянутые в радиальном направлении, получившие название палисадных
(Иванов, 1939). Палисадные клетки разделяются на два ряда. причем
деревянистые клетки первого ряда приблизительно в два раза короче
клеток второго, внутреннего ряда. Первый ряд состоит из светлых и темных
клеток, второй представлен светлыми, плотно расположенными клет-
ками. За слоем деревянистых клеток находится слой сдавленных облите-
рированных клеток внутреннего интегумента коричневого цвета
(табл. 3, *З*).

Итак, семенная кожура у различных видов лиственных древесных
растений имеет неодинаковое строение. В литературе имеются указания
на то, что строение ее во многом зависит от строения околоплодника.
Чем прочнее околоплодник и чем лучше в нем развита механическая
ткань, тем менее прочным строением обладает семенная кожура.

Наше исследование семенной кожуры подтвердило это правило. Такие
древесные растения, как дуб, клен и ясень, имеющие кожисто-деревя-
нистые и деревянистые околоплодники, образуют тонкую семенную ко-
журу, которая не содержит твердого слоя. Семена рябины, бархата амур-
ского и других древесных пород, обладающих сочным околоплодником,
имеют семенную кожуру с твердым слоем из деревянистых клеток. Исклю-
чение составляет семенная кожура липы, которая при наличии твердого
околоплодника формирует мощно развитый твердый слой.

В образовании семенной кожуры изученных древесных пород при-
нимает участие различное количество слоев (1—4). Однослойна семенная
кожура дуба; у него клетки эпидермиса не отличаются от нижележащих
клеток семенной кожуры; двуслойная семенная кожура берез состоит

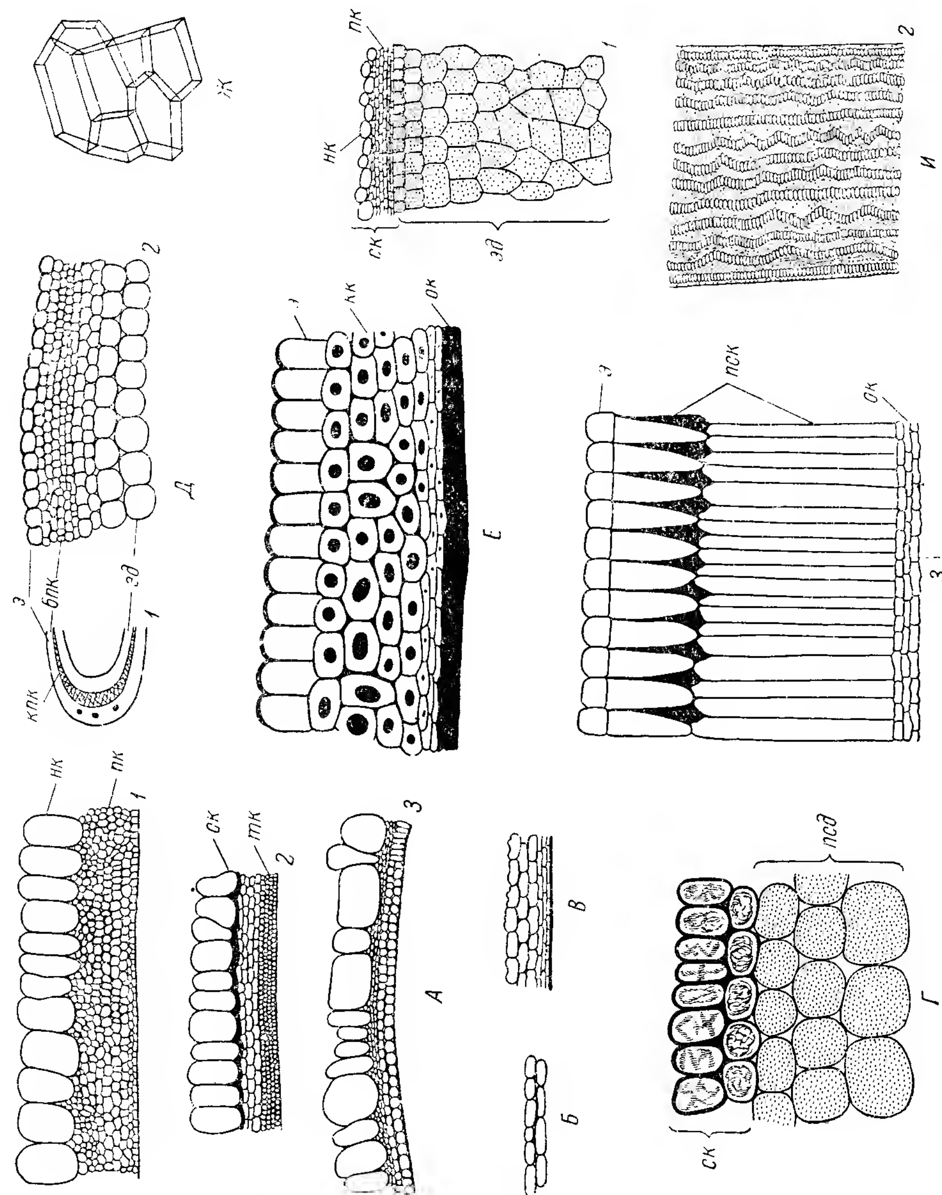


Таблица 3

Строение кожуры семян лиственных древесных растений.

А (*1—3*)—семенная кожура кленов: *1* — *Acer platanoides*, *2* — *A. tataricum*; *3* — *A. tegment sum*; *Б* — се-
менная кожура *Belula pubescens*; *В* — тоже у *Populus balsamifera*; *Г* — тоже у *Quercus pedunculata*;
Д (*1*, *2*)—тоже у *Ulmus pedunculata*; *1* — отклонение в строении семенной кожуры, *2* — типичное строе-
ние ее; *Е* — семенная кожура *Sorbus aucuparia*; *Ж* — форма клеток в плане эпидермиса *Acer tegmento-
sum*; *З* — семенная кожура *Tilia vulgaris*; *И* (*1*, *2*) — семенная кожура *Fraxinus excelsior*; *1* — попереч-
ный разрез, *2* — форма кожуры в плане *нк* — клетки эпидермиса, способные накапливать воду;
пк — паренхимные клетки, *ок* — облитерированные клетки, *тк* — толстостенные клетки, *ск* —
семенная кожура, *псд* — паренхима семядолей, *кпк* — коричневые паренхимные клетки, *бпк* — бес-
цветные паренхимные клетки, *э* — эпидермис, *эд* — эндосперм, *кк* — каменистые клетки, *пск* —
палисадные клетки.

из облитерированного эпидермиса и одревесневших клеток; трехслойная семенная кожура тополей и ильма представлена эпидермисом и двумя нижележащими слоями клеток, форма которых ясно различна. У тополя второй слой состоит из паренхимных клеток, а третий из облитерированных; у ильма второй слой представлен мелкими, паренхимными клетками, а третий — более крупными, тоже паренхимными клетками. Семенная кожура кленов и лип имеет 3—4 слоя клеток: у кленов — эпидермис, облитерированный слой, паренхимный слой и слой остаточных клеток нуцеллуса; у липы — эпидермис, мощный слой деревянистых клеток и облитерированный слой.

Запасающая ткань семян изученных лиственных пород представлена эндоспермом и паренхимой семядолей. Эндосперм хорошо развит в семенах ясеня и лип. Клетки эндосперма липы обыкновенной имеют большей частью прямоугольную форму и содержат большое количество крахмальных зерен. Первый ряд клеток эндосперма ясеня обыкновенного состоит из кубовидных клеток, за ним следуют клетки различной формы, причем размеры их постепенно увеличиваются. Они имеют тонкие оболочки и протопласт, содержащий много крахмальных зерен. Эндосперм семян ясеней не сплошь заполняет семя, но образует в центре полость, которую, так же как у семян хвойных, можно назвать зародышевой камерой. В ней свободно лежит зародыш, занимающий только 1/3 длины семени.

Семена некоторых древесных растений со сравнительно слабо развитым зародышем, например берез, имеют между зародышем и семенной кожурой остаток эндосперма (табл. 4, *Е*), который не полностью потребляется при развитии зародыша. Клетки эндосперма берез почти квадратной формы, они значительно крупнее клеток семенной кожуры и околоплодника, плотно прилегают друг к другу. Мощность эндосперма увеличивается на более узких боковых стенках семян. Остаток эндосперма отмечен также у ильма.

Как известно, зародыши покрытосеменных и в том числе лиственных древесных пород состоят из семядолей, почечки, подсемядольного колена, зачаточного корешка. Форма семядолей зародышей у лиственных пород различна. Они могут быть продолговатыми (дуб, клен), яйцевидными (береза, тополь), обратнояйцевидными (ильм). Обыкновенно семядоли в семенах имеют плоское сложение и только семядоли кленов обладают складчатым сложением. Семядоли клена остролистного образуют складки, которые, заходя друг за друга, как бы запирают семядоли изнутри (табл. 4, *А*, *2*, *3*; *Б*, *1*; *В*, *3*, *6*, табл. 5, *А*, *1*, *4*, *9*).

На форму семядолей, как известно, большое влияние оказывает выполняемая ими функция. Семядоли, служащие местом отложения запасных питательных веществ, принимают овальную или продолговатую форму и очень мало похожи на листовые органы (дуб). Семядоли, не только накапливающие питательные вещества, но и функционирующие как первые листья проростка, принимают ясно заметную листообразную

Таблица 4

Строение зародышей лиственных древесных растений.

А (*1—5*) — зародыши *Populus balsamifera*: *1* — внешний вид семени, *2* — внешний вид зародыша; *3* — семядоля, *4* — гипокотиль, *5* — поперечный разрез гипокотиля; *Б* (*1—4*) — зародыш *Fraxinus excelsior*: *1* — внешний вид зародыша, *2* — семядоля, *3* — поперечный разрез семядоли, *4* — схема строения гипокотиля; *В* (*1—6*) — зародыш *Tilia cordata*: *1* — поперечный разрез семени, *2—3* — внешний вид зародыша, *4—5* — расположение зародыша в семени, *6* — отпрепарированный зародыш: *Г* (*1*, *2*) — зародыш *Sorbus aucuparia*, внешний вид; *Д* (*1*, *2*) — поперечные разрезы семядолей: *1* — зародыша *Sorbus aucuparia*, *2* — зародыша *Ulmus pedunculata*; *Е* — поперечный разрез семени *Betula verrucosa*; *Ж* — зародышевая камера в эндосперме семени *Fraxinus excelsior*. *с* — семядоли, *гк* — гипокотиль, *ззд* — зачаточная стеблевая эпиблема, *кнк* — конус нарастания корня, *зл* — зачаточные листья, *э* — эпидермис, *оп* — околоплодник, *пк* — первичная кора, *ппк* — паренхима первичной коры, *прс* — прокамбий семядольного следа, *прцзс* — прокамбий центральной зоны зачаточного стебля, *сд* — сердцевина, *пс* — паренхима сердцевины, *прк* — прокамбиальное кольцо, *прп* — прокамбиальный пучок, *ск* — семенная кожура, *эд* — эндосперм, *трк* — точка роста корня, *зкр* — зародышевая камера.

форму (клен остролистный, береза и др.). Семядоли, не являющиеся местом отложения питательных веществ, но выполняющие гаусторияльную функцию, приобретают также листообразную форму, причем они становятся нежными, тонкими, формируют хорошо заметные прокамбиальные тяжи (ясень, липа).

Семядоли снаружи покрыты эпидермисом, клетки которого имеют округлую или округло-продолговатую форму. Эпидермис семядолей клена остролистного и ряда других растений имеет кутикулу. Паренхима семядолей характеризуется различным строением в зависимости от формы и характера слагающих ее клеток. Паренхима семядолей может состоять из однородных или разнородных по форме, строению и функции клеток. Из одинаковых клеток состоит паренхима, выполняющая запасающие функции. Паренхима семядолей клена остролистного и рябины разделяется на палисадную и округло-паренхимную ткани. Округло-паренхимную ткань семядолей нельзя назвать губчатой, так как округлые клетки ее плотно прилегают одна к другой.

Семядоли всех изученных древесных пород имеют прокамбиальные пучки, состоящие из прозенхимных меристематических клеток, диаметр которых значительно меньше окружающей их паренхимы. Прокамбий в семядолях может достигать различной дифференциации: образует первичные кольчатые сосуды у дуба; хорошо выражен, но образования сосудов не отмечено у клена остролистного, ясеня, липы или выражен слабо у березы, тополя.

Почечкой в семенах называют конус нарастания зачаточного стебля с располагающимися на нем первыми, настоящими, зачаточными листьями. Изучение семян древесных растений показало, что такое строение она имеет далеко не у всех растений. Почечка у зародышей древесных растений может достигать различной дифференциации, а именно: она представляет собой конус нарастания с настоящими, зачаточными, более или менее оформившимися листьями (клен и др., табл. 5, *А*, *1*, *5*), или конус нарастания с зачаточными листьями в виде недифференцированных бугорков (ильм, береза, рябина, табл. 5, *Б*, *3*, *5*; *Г*, *1*, *2*), или, наконец, конус нарастания лишен зачаточных листьев (ясень).

Сравнительно хорошо сформированные зачаточные листья представлены пластинками, обыкновенно имеющими складчатое листосложение. Они состоят из меристематической ткани, в которой заметны формирующиеся прокамбиальные пучки, особенно главная жилка. Зачаточные листья обладают несколькими точками роста. У клена остролистного образуется две пары зачаточных листьев размером около 1 мм, вторая пара зачаточных листьев имеет неодинаковые размеры: первый лист — 0.5—0.3 мм, второй — 0.1 мм. Это показывает, что супротивные зачаточные листья появляются на конус нарастания неодновременно.

Подсемядольное колено имеет цилиндрическую форму, которая особенно ярко выражена у тополей. У них гипокотиль снабжен внизу светло-коричневым ободком, нижний край которого образует своего рода «реснички», т. е. клетки, формирующие впоследствии, если можно так сказать, стеблевую эпиблему (табл. 4, *А*, *2*, *4*, табл. 5, *А*, *1*, *4*, *5*; *Б*, *2*, *3*, *5*, *6*; *Г*, *1*, *2*).

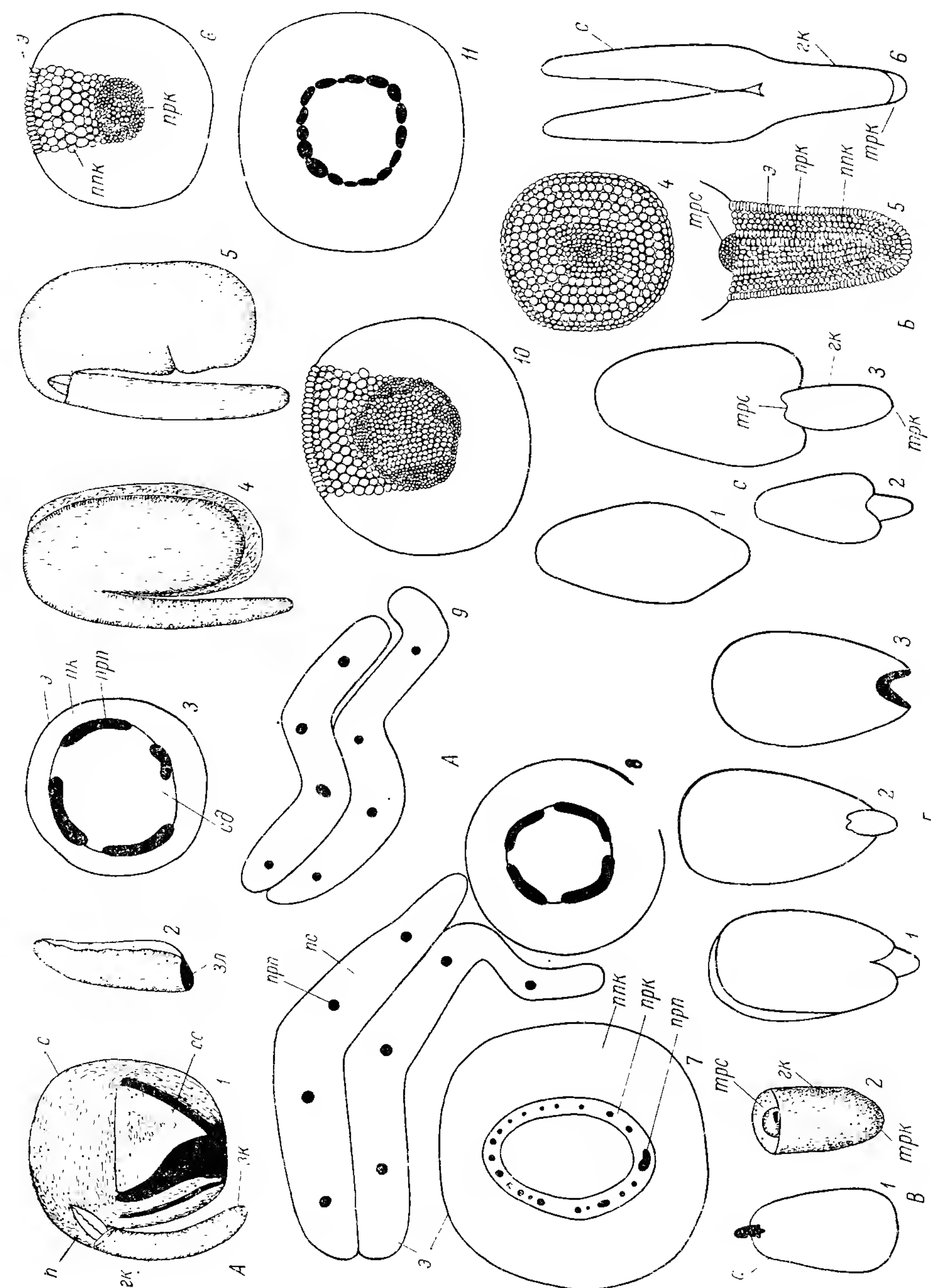


Таблица 5

Строение зародышей лиственных древесных растений.

А (*1—11*) — строение зародышей кленов: *1—3*, *7* — зародыш *Acer platanoides*, *4—6*, *8* — зародыш *A. tegmentosum*, *9* — поперечный разрез семядолей *A. tataricum*, *10* — поперечный разрез гипокотиля *A. negundo*, *11* — то же у *A. campestre*; *Б* (*1—6*) — зародыш *Betula ermani* : *1—3* — внешний вид зародыша, *4* — поперечный разрез гипокотиля, *5* — продольный разрез гипокотиля, *6* — схема продольного разреза зародыша: *В* (*1*, *2*) — зародыш *Quercus pedunculata* : *1* — внешний вид зародыша *2* — внешний вид гипокотиля; *Г* (*1—3*) — зародыш *Ulmus pedunculata*. *сс* — складки семядолей, *с* — семядоли, *п* — почечка, *гк* — гипокотиль, *зк* — зародышевый корешок, *зл* — зачаточные листья, *э* — эпидермис, *пк* — первичная кора, *прп* — прокамбиальный пучок, *сд* — сердцевина, *ппк* — паренхима первичной коры, *прк* — прокамбиальное кольцо, *пс* — паренхима семядоли, *трс* — точка роста стебля, *трк* — точка роста корня.

У всех изученных зародышей древесных растений анатомическая структура подсемядольного колена слагается из эпидермиса, меристематических клеток первичной коры, прокамбиального кольца и меристематических клеток будущей сердцевины (табл. 5, *А*, *6*, *7*, *8*, *10*, *11*; *Б*, *4*, *5*, табл. 6, *Н*, *О*).

Эпидермис гипокотиля у большинства зародышей однослойный, состоящий из одного ряда клеток, только у тополя душистого он образован двумя рядами клеток. Первый ряд представлен бесцветными, вытянутыми в радиальном направлении клетками, второй — такой же формы клетками, но окрашенными в светло-коричневый цвет. Форма клеток эпидермиса бывает различной: округлой, шестигранной, продолговатой.

За эпидермисом следует зачаточная первичная кора, которая образована паренхимными меристематическими клетками. Размеры ее клеток всегда больше, чем у клеток эпидермиса, и нередко они имеют межклетники. Мощность зачаточной первичной коры колеблется в пределах 4—12 рядов клеток.

С зачаточной первичной корой граничит зачаточный центральный цилиндр гипокотиля, который представлен прокамбиальным кольцом и сердцевиной. Рассматривая анатомическое строение подсемядольного колена в направлении постепенного усложнения его строения, можно отметить, что наиболее простое строение имеет гипокотиль берез (табл. 5, *Б*, *4*, *5*). На поперечном срезе гипокотиль берез состоит из округлых, меристематических клеток, размеры которых постепенно уменьшаются к центру. Эпидермис состоит из клеток, заметно вытянутых в радиальном направлении. За ними следует слой округлых, меристематических, располагающихся в 3—4 ряда, клеток зачаточной коры. Далее находятся меристематические клетки, которые впоследствии образуют центральный цилиндр. Эти клетки в свою очередь неоднородны. 2—3 периферических ряда этих клеток крупнее меристематических клеток зачаточной первичной коры; они принимают непосредственное участие в формировании прокамбиального кольца. Центральные клетки гипокотиля более мелкие, чем отмеченные периферические клетки. Они несколько вытянуты в продольном направлении и являются инициальными клетками сердцевины. Следовательно, у зародышей берез прокамбиальное кольцо неразличимо.

У зародышей ильма прокамбиальное кольцо уже различимо, хотя и слабо. Оно состоит из двух крупных прокамбиальных семядольных следов, не соединенных между собой межпучковым прокамбием (табл. 6, *Н*). Еще лучше выражено прокамбиальное кольцо у зародышей ясеня, которое образовано не менее чем 8 прокамбиальными семядольными следами, объединенными в одно прокамбиальное кольцо межпучковым прокамбием (табл. 4, *Б*, *4*).

Еще более сильная дифференциация прокамбиального кольца свойственна гипокотилям кленов (табл. 5, *А*, *3*, *6*, *7*, *8*, *10*, *11*) и особенно клена остролистного. На поперечном срезе, произведенном в средней

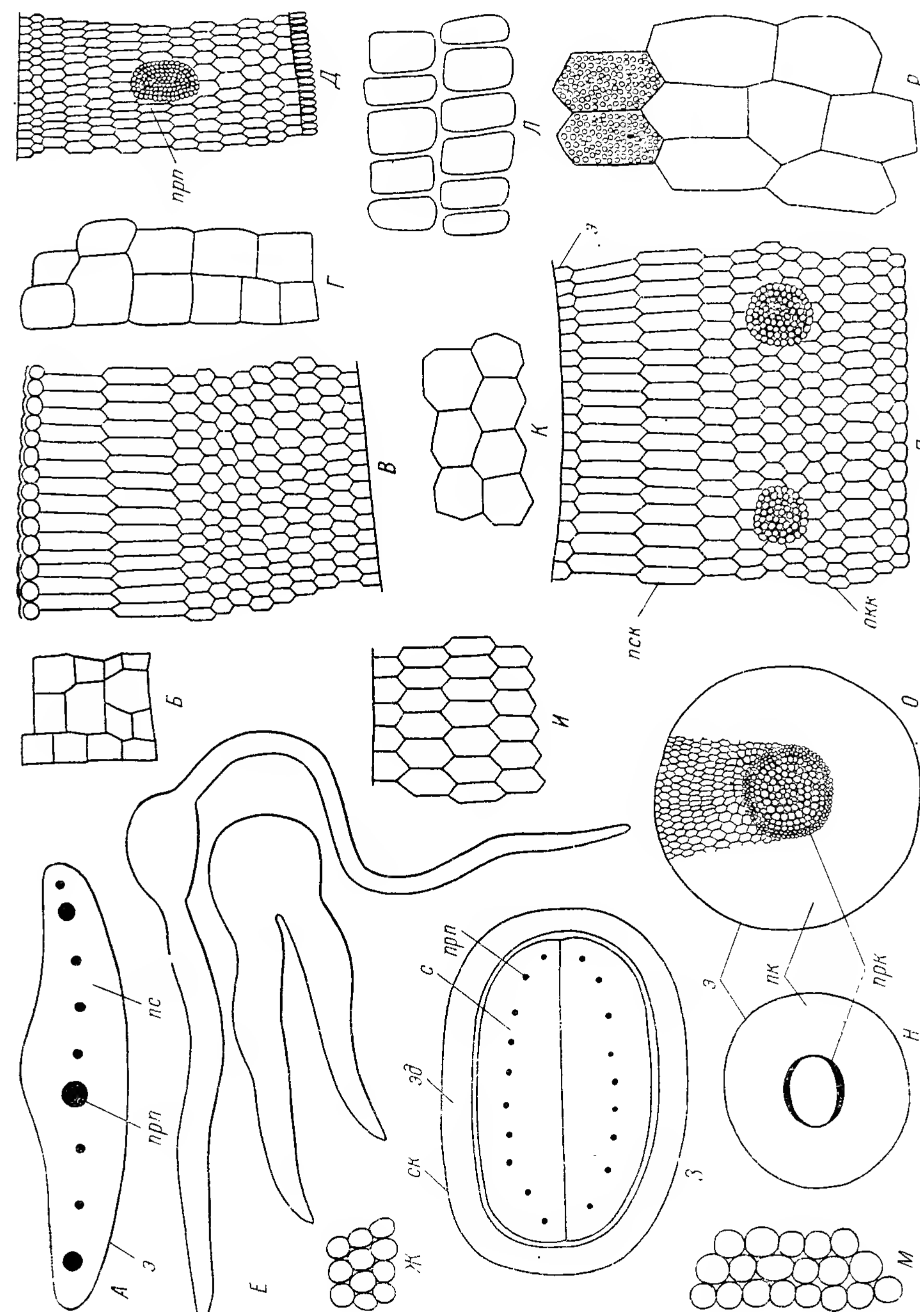


Таблица 6

Строение семядолей зародышей лиственных древесных растений.

А — поперечный разрез семядоли *Acer campestre*; *Б* — форма клеток эндосперма *Tilia vulgaris*; *В* — поперечный разрез семядоли *Acer platanoides*; *Г* — форма клеток остаточного эндосперма *Betula verrucosa*; *Д* — поперечный разрез семядоли *Acer tataricum*; *Е* — форма поперечного разреза семядолей *Tilia vulgaris*; *Ж* — форма клеток семядолей *Fraxinus excelsior*; *З* — поперечный разрез семени *Sorbus aucuparia*; *И* — форма клеток семядолей *Acer tegmentosum*; *К* — форма клеток остаточного эндосперма *Betula ermani*; *Л* — форма клеток эндосперма *Tilia cordata*; *М* — форма клеток остаточного эндосперма *Sorbus aucuparia*; *Н* — поперечный разрез гипокотиля *Ulmus pedunculata*; *О* — то же у *Sorbus aucuparia*; *П* — поперечный разрез семядоли *S. aucuparia*; *Р* — форма клеток остаточного эндосперма *Betula pubescens*. *э* — эпидермис, *прк* — прокамбиальное кольцо, *прп* — прокамбиальные пучки, *пс* — паренхима семядолей, *ск* — семенная кожура, *эд* — эндосперм, *с* — семядоли, *пск* — палисадные клетки, *пк* — первичная кора, *окк* — округлые клетки.

части подсемядольного колена хорошо развитого зародыша, можно наблюдать сплошное, ясно выраженное прокамбиальное кольцо, в которое заключены отдельные семядольные следы.

Наиболее развитым следует считать прокамбиальное кольцо гипокотиля дуба. Оно имеет четырехлопастную форму с дифференцирующимися спиральными сосудами, располагающимися четырьмя группами в лопастях прокамбиальной зоны.

Зачаточная сердцевина развита хорошо. Она состоит из округлых меристематических клеток, которые нередко образуют межклетники.

Таким образом, изучение анатомической структуры подсемядольного колена зародышей лиственных древесных растений показывает, что оно имеет зачаточную первичную структуру стебля.

Зародыши лиственных древесных растений представляют собой инициальные клетки конуса нарастания корня, образующие впоследствии главный корень проростка.

Сравнительная характеристика семян хвойных и лиственных древесных растений

В строении семян хвойных и лиственных древесных растений существуют черты сходства и различия. Сходство обнаруживается в наличии одних и тех же структур у семян обеих сравниваемых групп. Различие проявляется в неодинаковом строении этих структур.

Семена снаружи покрыты семенной кожурой, которая наиболее хорошо развита у хвойных древесных растений. У них она представлена плотным слоем каменистых клеток, формирующих у кедра корейского особенно толстую кожуру. Из лиственных древесных пород только рябина и липа до некоторой степени могут быть сравнимы с хвойными в этом отношении. Наличие хорошо развитой семенной кожуры хвойных биологически оправдано тем, что они не образуют плодов и поэтому она является единственной защитой семян от повреждения.

За семенной кожурой у хвойных следует эндосперм, представляющий гаплоидный женский заросток, формирующий архегонии и служащий одновременно местом отложения запасных питательных веществ для зародыша. У семян лиственных пород сравнительно редко развивается эндосперм, который в этом случае является триплоидным образованием. Такой эндосперм имеет большое значение для обогащения наследственности молодого организма. Обыкновенно питательные вещества для зародышей у лиственных откладываются в семядолях, чего не наблюдается в семенах хвойных древесных растений.

Зародыши хвойных, в отличие от зародышей лиственных, формируют большое количество семядолей (4—14). Наше изучение зародышей хвойных и особенно ели обыкновенной дало возможность подтвердить имеющееся в литературе указание, что большое количество семядолей у хвойных является вторичным признаком. У ели обыкновенной ясно видно, что в момент превращения предзародыша в зародыш он имеет только две семядоли, которые как бы расщепляются на различное количество (4—5) более мелких семядолей, связанных между собой «соединительной» паренхимой. Расщепление семядолей, очевидно, было необходимым условием более успешного выполнения ими функции ассимиляции. Анатомически семядоли хвойных дифференцированы подобно семядолям лиственных. Они имеют эпидермис, меристематическую паренхиму и начинающий формироваться прокамбиальный пучок.

Гипокотиль у зародышей хвойных и лиственных древесных растений морфологически выражен одинаково хорошо, но анатомическая его структура у зародышей ряда лиственных (дуб, клен и др.) развита

лучше. Это сказывается в большей дифференцировке прокамбиального кольца.

Зародышевые корешки у хвойных и лиственных древесных растений имеют одинаковое строение. Они представлены конусами нарастания, состоящими из инициальных клеток, способных в дальнейшем образовывать главный корень проростка.

Выводы

1. Семена хвойных древесных растений имеют сходное строение. Они состоят из семенной кожуры, эндосперма и зародыша. Зародыш обладает конусом нарастания стебля, семядолями, подсемядольным коленом и конусом нарастания корня. Начало семядолям дает семядольное кольцо, образованное несколькими отдельными группами инициальных клеток; эти группы клеток являются центрами формирования отдельных семядолей. Количество семядолей может увеличиваться путем расщепления уже имеющихся. Вначале семядоли связаны соединительной паренхимой, затем она разрушается и они становятся независимыми по отношению друг к другу. Семядоли снаружи покрыты эпидермисом, за которым находится паренхима с единственным прокамбиальным пучком. Зародышевый стебелек (подсемядольное колено) обладает уже в семени зачаточной первичной структурой. Ясно различаются основные зоны первичной структуры стебля — эпидермис, паренхима первичной коры, прокамбиальное кольцо и сердцевина. Зародыши хвойных древесных растений не обладают зародышевым корешком, но имеют инициальные меристематические клетки (конус нарастания), впоследствии образующие зародышевый корешок и корневую систему проростка.

2. Семена лиственных древесных растений имеют различное строение. Различия между ними проявляются не только в строении, но и в неодинаковой дифференциации одних и тех же частей семян. В семенах лиственных древесных растений можно выделить семенную кожуру, зародыш и иногда эндосперм. Эндосперм в сформировавшихся семенах был обнаружен только у липы, ясеня и в редуцированном состоянии — у березы; следовательно, большинство семян лиственных древесных растений состоит только из семенной кожуры и зародыша. Семенная кожура у разных пород имеет неодинаковое строение, во многом зависит от строения околоплодника. Чем прочнее околоплодник и чем лучше в нем развита механическая ткань, тем менее прочное строение имеет семенная кожура. Зародыши развиты также неодинаково. В этом отношении выделяются дуб и клен с их хорошо развитыми зародышами и береза, ясень с плохо развитыми зародышами. Хорошо развитые зародыши представлены конусом нарастания стебля, зачаточными настоящими листьями, семядолями, гипокотилем с хорошо выраженным прокамбиальным кольцом, конусом нарастания корня. Слабо развитые зародыши имеют конус нарастания стебля, слабо или совершенно неразвитые зачаточные настоящие листья, гипокотиль с едва заметным прокамбиальным кольцом и конус нарастания корня.

3. Сравнение строения семян хвойных и лиственных древесных растений позволяет заключить, что у большинства лиственных пород они дифференцированы лучше. Как правило, они имеют более крупный зародыш, анатомическая структура которого лучше развита, чем у зародышей хвойных. Анализ строения семян древесных растений ясно показывает, что в процессе их эволюции наблюдается тенденция к сокращению объема эндосперма и его роли в жизни зародышей. Наряду с редукцией эндосперма происходит увеличение размеров зародыша, увеличение отложения запасных питательных веществ в семядолях, усложнение дифференциации анатомической структуры. Если расположить все исследованные растения в порядке уменьшения степени развития

эндосперма в семенах, то получится следующий ряд: кедр корейский, сосна обыкновенная, ель обыкновенная, лиственница сибирская, ясень обыкновенный, липа мелколистная, береза пушистая, клен остролистный, дуб летний.

4. Изучение анатомического и морфологического строения семян древесных растений является необходимым условием построения правильных лесоводственных мероприятий, связанных с возобновлением леса. Знание строения семян окажет помощь в установлении более точных сроков их стратификации и глубин заделки семян, позволит точно представить для каждой породы течение процесса прорастания семян и связь его с внешними и внутренними условиями. Уже сейчас известно, что семена с хорошо развитым зародышем отличаются большей энергией прорастания и относительно меньшей требовательностью при прорастании к внешним условиям, чем семена со слабо развитым зародышем, которые нуждаются в исключительно благоприятных условиях (береза и др.). Степень же дифференциации зародыша и обеспеченность его запасными питательными веществами определяет глубину заделки семян при посеве.

ЛИТЕРАТУРА

Белостоков Г. П. (1961). Строение генеративных побегов клена ясенелистного (*Acer negundo* L.). Бот. журн., 6. — Богатов А. (1895). Исследование осиновых семян. Лесн. журн., 6. — Владимирова В. С. (1953). Влияние размера желудей на рост сеянцев дуба. Лесн. хоз., 1. — Годнев Е. Д. (1932). О времени созревания сосновых семян и возможности дозревания их в шишках после сбора. Тр. средневолжск. опытн. станц. лесомелиорации. — Иванов Л. А. (1939). Анатомия растений. — Иванов С. Л. (1913). Физиологические признаки растений, их изменчивость и отношение к эволюционной теории. — Каппер В. Г. (1926). Семенное дело в лесном хозяйстве СССР. Сб. статей по лесн. хоз. — Каппер В. Г. (1936). Лесосеменное дело. — Кобранов Н. П. (1910—1911). Из области лесного семеноведения. Лес. журн., 40 (1910) и 41 (1941). — Кобранов Н. П. (1924). Из области лесного семеноведения. Вестн. опытн. дела средне-черноозем., обл., 5—6. — Кузнецов С. П. (1912). Лесные семена. Забайкальск. хозяин, 4. — Кузнецов С. П. (1925). Шишки и семена некоторых хвойных пород Приморской губернии. Бюлл. Хабаровск. лесн. питомн., 1. — Курдиани С. З. (1914). Из биологии плодоношения лесных пород. Сельск. хоз. и лесовод., 244. — Навашин С. (1893). Причины невсхожести семян березы и ольхи. Изв. Петерб. с.-х. акад., 16. 2—3. — Нестерчук Г. И. (1939). Многосемянность желудей пробкового дуба. Лесн. хоз., 5. — Николаева М. Г. (1953). О причинах покоя семян клена ясенелистного, ясеня пушистого, барбариса пурпурного. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, Экспер. бот., 8. — Петров А. А. (1952). О выращивании древесных растений без стратификации семян. Бюлл. Главн. Бот. сада АН СССР, 13. — Покалюк К. И. (1905). К вопросу об исследовании семян лесных растений. Лесн. журн., 2. — Прозина М. Н. (1953). Эмбриологическое исследование клена остролистного (*Acer platanoides* L.) в связи с плохим плодоношением в условиях Камышина. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 58, 2. — Пузанов Н. И. (1929). Лесные семена. —Раскатов Б. П. (1951). Анатомическое строение желудя. Лесн. хоз., 9. — Смирнов Б. М. (1949). Семена и подготовка их к посеву. — Тольский А. П. (1950). Лесное семеноводство. — Тузов Н. И. (1929). Лесные семена. — Цабель. (1882). Учение о семенах, ч. 1. — Цингер Н. В. (1956). Семя, его развитие и физиологические свойства. Диссерт., М. — Челядинова А. И. (1953). О прорастании семян древесных растений. Лесн. хоз., 2. — Юдин В. Г. (1957). Анатомо-морфологические особенности развития плодов некоторых видов клена. Бот. журн., 2. — Янчевский К. (1904). Об особенностях прорастания семян осины и некоторых видов ив. Изв. Лесн. инст., 2. — Янчевский К. (1905). Об особенностях прорастания семян осины и некоторых видов ив. Лесн. журн., 1. — Ярошенко Г. Д., Е. А. Григорян, Э. К. Лавчан. (1953). Особенности прорастания семян некоторых древесных и кустарниковых пород в зависимости от условий среды. Бюлл. Бот. сада АН Арм. ССР, 13. — Brink R. A. a. D. C. Cooper. (1940). Double fertilization and development of the seed in Angiosperms. Bot. Gaz., 102 : 1—25. — Brink R. A. a. D. C. Cooper. (1947). The endosperm in seed development. Bot. Rev., 13 : 423—477, 479—541. — Findeis M. (1917). Über das Wachstum des Embryos im ausgesäten Samen von der Keimung. Sitfungsber. Kais. Akad. Wiss., 126 : 77—102. — Hegelmaier F. (1878). Vergleichende Untersuchungen über Entruckelung dikotyledoner Keime. — Martin A. C. (1946). The comparative internal morphology of seeds. The Amer. Midland Naturalist.

36, 3. — Steinbauer G. P. (1937). Dormancy and germination of *Fraxinus* seeds. Plant. Physiol., 12 : 813—824. — Thomson R. B. (1927). Evolution of the seed habit in plants. Roy. Soc. Canada Trans., Third Ser., 21 : 229—272.

Смоленский государственный
педагогический институт.

SOME DATA ON THE SEED STRUCTURE OF CERTAIN TREE SPECIES.

By G. P. Belostokov

SUMMARY

The seeds of gymnosperm and angiosperm trees have some similar and some widely differing characters. They comprise the seed-coat, the endosperm and the embryo. However, since the endosperm was found only in the linden, ash and, as greatly reduced, in the birch and the elm, the majority of angiosperm trees have seeds consisting only of the seed-coat and the embryo. In the course of evolution there was a tendency to the reduction of the mass of the endosperm as well as of its significance in the life of the germs of arboreous plants. Alongside of the gradual fall of the role of the endosperm, the size of the embryo increased, the reserve of nutrient substances was now stored in the cotyledons, and the anatomical structure of the embryo became more complicated.

А. И. Нечаев

ФОРМИРОВАНИЕ ФЕЛЛЕМЫ НА МНОГОЛЕТНИХ НАДЗЕМНЫХ ОСЕВЫХ ОРГАНАХ БАРХАТА АМУРСКОГО (*PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR.)

С 3 рисунками

(Получено 31 I 1962)

Промышленная эксплуатация естественных насаждений бархата амурского *Phellodendron amurense* Rupr. с целью получения пробки насчитывает почти три десятка лет. С большой части дикорастущих деревьев опробковевшая перидерма снимается дважды, а с некоторых и трижды. Производятся первые опыты по удалению пробкового слоя со стволов бархата амурского, выросших в культурах за пределами его ареала. Началось выведение высокопродуктивных форм амурского пробкового дерева. Но нарастание феллемы, особенности пробкообразования и факторы, обусловливающие эти процессы у бархата амурского, в природной обстановке до сих пор остаются слабо изученными и не освещены в литературе.

Задача настоящей работы — описать макроструктуру пробки и динамику пробкообразования на многолетних осевых органах бархата амурского, а также выявить факторы, влияющие на этот процесс. Приводимые сведения получены на основании обработки обширного полевого материала, собранного нами в течение тридцатилетнего изучения амурского пробкового дерева в различных районах его естественного ареала.

Данные, приведенные в этой статье, получены на опытных участках бархата амурского, заложенных при нашем участии в пойме р. Бурея в Буреинском районе Амурской области в 1931 г., в долине р. Бикина Калининского района Приморского края в 1932 г. и в верховьях р. Майхэ Шкотовского района Приморского края в 1934. Нами произведены ревизии этих участков в 1932, 1933, 1935, 1940, 1944, 1950, 1954 и 1960 гг. Дополнительный материал был собран в 1950—1961 гг. в районе с. Петропавловки Хабаровского (сельского) района Хабаровского края во время ежегодного проведения полевой практики со студентами. Некоторая часть материала получена также во время экспедиций в 1957 г. в поймы рр. Зеи и Селемджи, в 1958 г. в нижнем течении р. Амура, в 1959 г. в районе г. Советской Гавани и р. Тумнин, в 1960 г. в среднем течении р. Буреи и в 1961 г. в поймах рр. Хунгари и Горин Хабаровского края.

У бархата амурского перидерма первого съема (называемая в дальнейшем досъемной) покрывает весь ствол, ветви, а к концу лета и годичные побеги. По нашим материалам, первые клетки феллемы на молодых побегах появляются в последней декаде июня в субэпидермальном слое. Позднейшие исследования Н. А. Блукет (1959), изучившей образование перидермы у 27 древесных видов в том числе и бархата амурского, подтвердили наш вывод о первоначальном возникновении пробки в субэпидермальном слое.

Снаружи перидерма имеет неровную, резко трещиноватую поверхность, придающую деревьям сильно морщинистый вид. Продольно ориентированные трещины могут быть длинными (на толстых частях ствола) или очень короткими (на тонких ветвях). Трещины обычно отчетливо выделяются на сером фоне ствола своей светлой окраской между темными выпуклыми морщинами. Из-за этих трещин поверхность ствола расчленена на узкие продольные участки опробковевшей перидермы, называемые в производстве «ребрами» (рис. 1); они соединены между собой в трубки тонким слоем пробковой ткани, образовавшимся в последний вегетационный период.

Такой отдельный участок перидермы, ограниченный с двух сторон трещинами, именуемый в дальнейшем отдельностью, в оптимальных условиях развития имеет на поперечном сечении форму более или менее симметричного, с удлиненными концами полумесяца (рис. 2, *А*). Средняя, самая широкая часть такого полумесяца является наиболее старой и насчитывает почти такое же количество годичных слоев, что и прилегающий к ней отрезок древесины. У особенно старых, перестойных или фаутных деревьев число пробковых слоев в этой части отдельности меньше числа годичных слоев древесины, что объясняется постепенным выветриванием наружных слоев пробки. Слои феллемы в широкой части отдельности почти однородны и очень тонки, чаще неразличимы невооруженным глазом.

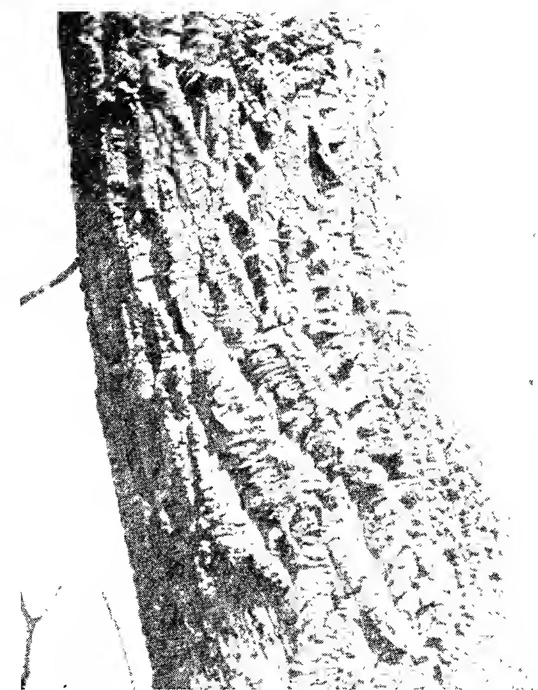


Рис. 1. Общий вид ствола бархата амурского. Выделяются «ребра» (отдельности) перидермы.

В обе стороны от середины отдельности число годичных слоев постепенно уменьшается. Краевые, наиболее тонкие части пробкового полумесяца имеют всего один годичный слой, возникший в течение последнего года вегетации. В отличие от серединных краевые части годичных слоев феллемы имеют значительную толщину, что заметно даже без лупы, и черепитчатообразно налегают друг на друга. Таким образом, в разных местах поперечного среза каждой пробковой отдельности обнаруживается не только разная толщина ее, но и различное количество годичных слоев феллемы (рис. 2, *А*).

Нарастание каждой отдельности перидермы проходит самостоятельно и изолировано от других, хотя все они соединены последним слоем в одну сплошную трубу и подчиняются общим закономерностям феллемообразовательного процесса. Ежегодное нарастание пробковой ткани у каждой отдельности происходит не только (и не столько) в толщину, но и в стороны. В начале каждого лета в результате ежегодного утолщения осевого органа пробковая труба разрывается в самых ее тонких и слабых местах. Такими местами оказываются трещины, расположенные между опробковевшими отдельностями. По мере увеличения разрыва по трещине происходит раздвигание двух смежных отдельностей, поверх-

ность флоэмы обнажается и в связи с этим усиливается деятельность феллогена. Быстро разрастающаяся в стороны пробковая ткань затягивает открытую полоску живой ткани, защищая ее от гибельного испа-

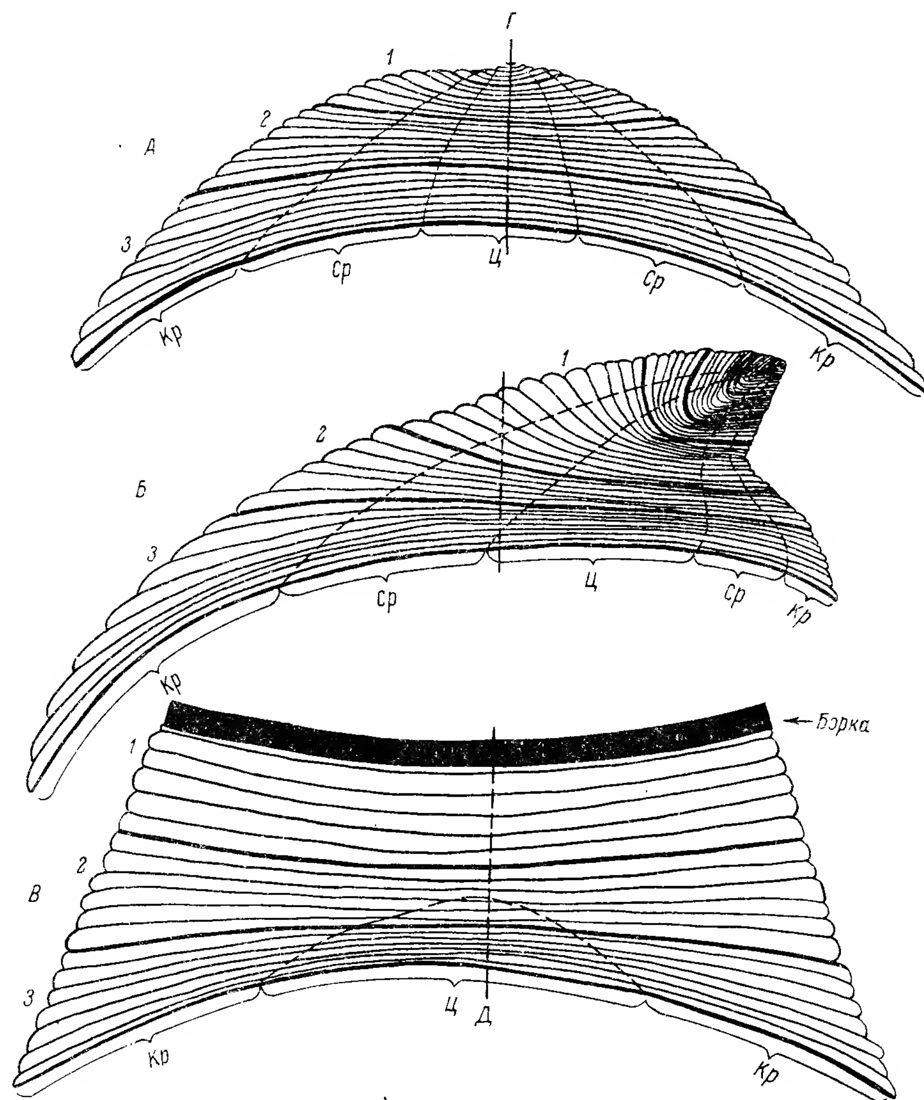


Рис. 2. Основные типы отдельностей опробковевшей перидермы (морфологически внешняя сторона ее находится в верхней, а морфологически внутренняя — в нижней части рисунков).

А — досъемная перидерма с равномерным характером нарастания — симметричная; *Б* — досъемная перидерма с неравномерным характером нарастания — асимметричная; *В* — послесъемная перидерма — симметричная. *1* — группа вогнутых слоев; *2* — группа горизонтальных слоев, *3* — группа выпуклых слоев. *ц* — центральный сектор медленного нарастания феллемы; *ср* — срединные секторы умеренного нарастания феллемы; *кр* — краевые секторы быстрого нарастания феллемы. Линия *Г—Д* — общая ось симметрии.

рения. У быстрорастущих деревьев нарастание феллемы по краям отдельностей часто не поспевает за интенсивным приростом древесины по окружности. Тогда между краями разрывов ясно выделяются узкие ярко-желтые полоски обнаженной флоэмы.

К концу вегетационного периода утолщение осевых органов замедляется и затем прекращается; вместе с тем заканчивается разрастание

пробкового слоя в ширину. Края соседних отдельностей перидермы окончательно смыкаются и полностью затягивают трещину молодой феллемой. Феллоген прекращает свою деятельность, и вновь образовавшийся пробковый слой прочно прирастает к поверхности луба.

В зависимости от условий произрастания деревьев полумесяцеобразная форма сечения отдельности обнаруживает широкий полиморфизм. Если нарастание древесины в толщину равномерное и усиленное, то прирост по краям отдельности тоже интенсивный и опробковевший полумесяц становится более удлиненным, с оттянутыми и загнутыми внутрь концами. При ограниченном, но все же равномерном приросте древесины пробковая ткань по краям нарастает слабо. В этом случае сечение отдельности по своему очертанию приближается к полукругу. Это доступное невооруженному глазу проявление характера нарастания перидермы имеет практическое значение. Определяя в полевых условиях форму сечения отдельностей перидермы того или иного дерева, той или иной стороны ствола, можно на месте сравнительно точно и быстро установить интенсивность пробкообразовательного процесса и прироста древесины.

В результате усиленного нарастания феллемы по краям и слабого под толстыми частями отдельности с обеих сторон ее ясно обнаруживается клинообразный прирост годичного пробкового слоя. Расширенные основания таких растянутых клиньев приурочены к краям, а их удлиненные узкие вершины смыкаются друг с другом в самой толстой части отдельности перидермы. Каждый последующий слой феллемы понемногу отгибает вверх оба края всех предшествующих более старых слоев пробки. Это приводит к своеобразному размещению отдельных групп годичных слоев феллемы по отдельности перидермы (рис. 2, *А*). На поперечном срезе ее обнаруживается, что самые старые, наружные слои пробки, снаружи частично выветрившиеся, являются вогнутыми. У следующей за ними группы слоев вогнутость менее выражена, группа срединных слоев расположена более или менее горизонтально, а внутренние, самые молодые слои являются заметно выпуклыми.

В зависимости от активности феллогена на внутренней поверхности отдельности выделяется ряд секторов разной степени нарастания. Центральный сектор, расположенный внутри от срединной части отдельности, отличается слабой активностью пробкового камбия; временами его деятельность полностью прекращается. По обе стороны от центрального расположены два средних сектора; прирост пробки под ними характеризуется средней степенью интенсивности. Наконец, под обоими краями пробковой отдельности находятся два краевых сектора, отличающиеся наиболее быстрым нарастанием феллемы (рис. 2, *А*).

В ряде случаев под толстыми участками отдельностей перидермы, особенно у перестойных и фаутных деревьев или в нижней старой части стволов здоровых деревьев, деятельность пробкового камбия на ряд лет вовсе прекращается. Затем, в результате изменения условий произрастания, феллоген вновь восстанавливает свою деятельность. В таком случае он закладывается на некоторой глубине от поверхности флоэмы. Тогда между старыми и новыми слоями феллемы появляются промежуточные прослойки мертвой ткани луба и феллоиды. При неоднократном повторении подобных перерывов в деятельности пробкового камбия, на стволах образуется перидерма низкого качества, непригодная для производства пробковых изделий.

При неравномерном утолщении дерева отдельности перидермы, находящиеся между участками быстрого и медленного разрастания ствола по окружности, нарастают по краям разными темпами (рис. 2, *Б*). Под одним из краев, где наблюдается быстрый прирост древесины, пробковые слои энергично разрастаются в толщину и в сторону и резко отгибают кнаружи старые слои феллемы. В то же время под другим краем отдельности годичный прирост пробки оказывается незначительным, что

проявляется в слабом отгибании старых слоев феллемы. В результате неравномерного нарастания образуется пробковая отдельность, с резко асимметричным сечением (рис. 2, *Б*). Часто верхняя выпуклая часть морщины перидермы загибается в сторону медленно растущего края. Тогда на поверхности перидермы появляется своеобразная курчавость, характерная только для стволов бархата амурского и пробкового дуба, и совершенно отсутствующая у других древесных пород, обладающих жесткой коркой. Отгибание складок перидермы в одну сторону указывает на относительно высокий прирост древесины по радиусу на противоположной стороне складок. Прирост древесины является наименьшим в той части окружности ствола, на которую указывают загнутые гребни опробковевшей асимметричной отдельности.

ТАБЛИЦА 1

Количество годичных слоев досъемной перидермы и средний их прирост в зависимости от толщины сечения отдельности[1]

Средняя толщина отдельности (в г/мм) в разных участках ее сечения	Среднее количество годичных слоев	Средний прирост пробки в год (в мм)
20.0	98	0.20
18.0	72	0.25
16.0	50	0.32
14.0	35	0.40
12.0	25	0.48
10.0	18	0.60
8.0	10	0.80
6.0	7	0.86
4.5	5	0.90
2.0	2	1.0
1.0	1	1.0

На такой асимметричной в сечении отдельности досъемной перидермы (рис. 2, *Б*) выделяются такие же группы пробковых слоев (вогнутых, горизонтальных и выпуклых) и секторы различной интенсивности нарастания пробки, как и на поперечном срезе симметричной отдельности. Разница заключается только в том, что в этом случае группы слоев и секторы нарастания феллемы тоже располагаются асимметрично. Особенно резко обнаруживается разница в приросте пробковой ткани под противоположными краями. Этот пример наглядно показывает неравномерную деятельность пробкового камбия в разных участках окружности ствола.

Из анализа данных, представленных на табл. 1, выясняется, что в самой толстой части отдельности перидермы сосредоточено наибольшее количество годичных слоев, средний же прирост пробковой ткани здесь наименьший. С уменьшением толщины отдельности наблюдается последовательное сокращение количества годичных слоев и увеличение среднего годичного прироста феллемы. Последний особенно высок в самой тонкой части перидермы.

Клетки феллемы бархата амурского, в молодости имеющие правильную кубическую форму, с возрастом вытягиваются в тангентальном направлении в силу давления разрастающегося ствола. Размеры клеток (Кузнецова, 1933) варьируют в широких пределах; по торцовому сечению ширина составляет от 10.2 до 40.5 μ, длина от 22.5 до 54 μ и высота от 25 до 45 μ.

Весенние клетки, расположенные в периферической части годичного слоя, в 2—3 раза крупнее летних и в 4—5 раз крупнее последних осенних клеток. Первые весенние клетки, формирующие наружную границу годичного слоя, тонкостенные, прозрачные и бесцветные. Летние клетки феллемы имеют светло-желтую или желтую, а осенние — интенсивнобурую окраску. Последние осенние клетки наиболее мелкие, толстостенные, темно-бурого цвета и составляют внутреннюю границу годичного слоя.

[1] Материал для этой и ряда последующих таблиц собран на опытном участке «Бурея» в Амурской области.

Пепельная окраска тонких краевых участков отдельностей и трещин между ними на стволах объясняется присутствием тончайшего слоя разрушенных оболочек бесцветных весенних клеток. Темная, часто почти черная окраска выпуклых старых участков отдельности обусловлена почти полным отсутствием здесь давно выветрившихся весенних и летних клеток и сохранением более устойчивых к выветриванию бурых оболочек осенних клеток феллемы.

По классификации Гербера (Gerber, 1885), перидерма бархата амурского должна относиться к первому типу пробковой ткани, для которого характерно образование ясно выраженных годичных слоев феллемы. Деление клеток пробковой ткани проходит у бархата по центростремительному типу (Sanio, 1860; Grigoriett, 1871; Шамбетов, 1960).

Из табл. 2 видно, что в разных секторах одного и того же годичного слоя насчитывается различное число рядов клеток феллемы. В центральном секторе, характеризующемся медленным нарастанием феллемы, находится наименьшее количество рядов, в краевом секторе, где происходит быстрое нарастание ее, имеется наибольшее число рядов пробковых клеток. Средний сектор с умеренным нарастанием феллемы в этом отношении занимает промежуточное положение. Следовательно, толщина того или иного сектора годичного слоя пробки представляет функцию количества рядов клеток феллемы.

Табл. 3 показывает, что в центральном секторе сосредоточено больше всего осенних, значительно меньше летних и еще меньше весенних рядов клеток феллемы. В краевом секторе годичного слоя пробки явно преобладают весенние клетки при резком относительном или также абсолютном уменьшении числа клеток летней и особенно осенней генераций. Средний сектор нарастания в этом отношении имеет промежуточные показатели.

ТАБЛИЦА 2

Количество рядов феллемы в различных секторах годичного слоя отдельности досъемной перидермы (среднее из 20 определений)

Секторы		
краевой	средний	центральный
31±7	20±5	14±4

ТАБЛИЦА 3

Соотношение количества рядов весенних, летних и осенних клеток в разных местах годичного слоя досъемной перидермы

Секторы нарастания отдельности	Среднее количество рядов клеток феллемы		
	весенних	летних	осенних
Центральный . .	2±1	4±1	8±3
Средний	5±1	10±3	5±1
Краевой	20±5	8±1	2±1

Иногда, особенно в засушливые годы, центральный сектор годичного слоя феллемы состоит исключительно из рядов клеток осенней структуры. Одновременно с этим увеличивается процент клеток осенней генерации в среднем и даже в краевом секторах годичного слоя. Во влажные годы соотношение числа клеток в разных секторах резко изменяется в пользу весенних и в меньшей степени летних генераций.

Неравномерное по площади феллемообразование имеет определенное биологическое значение. Под толстыми старыми частями пробки жизненно важные ткани дерева надежно защищены от неблагоприятных влияний среды. Пробковая ткань, обладающая непроницаемостью для жидкостей и газов, предохраняет эти ткани от излишнего испарения. Под тонкими участками пробки и тем более при обнаженной поверхности луба, появляющейся при раздвигании отдельностей перидермы во время утолщения де-

ревьев, опасность высыхания живых клеток резко увеличивается. Растение отвечает на это усилением процесса пробкообразования на открытых участках луба и под тонкими слоями феллемы, где и наблюдается наибольший прирост пробковой ткани.

Следовательно, чем больше и быстрее прирост древесины в толщину, тем шире и интенсивнее расходятся отдельности на тонких участках пробковой трубы, тем больше опасность высыхания прилегающих к ним частей поверхности луба, тем быстрее происходит нарастание пробкового слоя и увеличение количества рядов клеток феллемы по краям отдельностей перидермы. Незначительный прирост пробковой ткани у затененных, перестойных и фаутных стволов бархата амурского объясняется слабым приростом древесины по окружности. Интенсивный пробкообразовательный процесс у хорошо освещенных, молодых и здоровых деревьев связан с усиленным разрастанием их в толщину (Нечаев, 1957).

Из приведенного описания особенностей феллемообразования вытекает вывод, что настоящая пробковая ткань у бархата амурского возникает только на годичных побегах. В дальнейшем, с увеличением возраста побега, ежегодно формируется лишь раневая пробка, появляющаяся на обнажающихся участках луба между отдельностями перидермы. Такого же типа раневая феллема нарастает на поверхности ствола после удаления слоя пробковой ткани.

Раневая пробка является по своей структуре каллюсом, возникшим на поврежденном участке растения. В отличие от каллюсов, появляющихся у многих растений от случайных причин, каллюс бархата амурского, т. е. пробковая ткань возникает закономерно. Ее появление на определенном этапе онтогенеза — необходимый результат эволюции.

Трещиноватая поверхность опробковевшей перидермы бархата амурского имеет важное физиологическое значение. В отличие от чечевичек коры пробкового дуба, равномерно разбросанных по поверхности ствола (Нечаев, 1958), у бархата они сосредоточены только по трещинам между отдельностями перидермы. Усиленное расширение трещин в период прироста по диаметру также имеет определенное биологическое значение. Чем интенсивнее происходит их расширение, тем лучше осуществляется газообмен растущих тканей дерева с атмосферным воздухом, что особенно важно в период усиленного роста. Отсюда неизбежный практический вывод — вследствие своеобразного расположения чечевичек у бархата амурского невозможно получить пробковый слой одинаковой толщины и без трещин. Поэтому при выведении высокопродуктивных пробконосных форм бархата амурского особое внимание должно быть обращено на увеличение и качество отдельностей перидермы.

С практической точки зрения, неравномерная по площади и различная по интенсивности деятельность феллогена — невыгодна. Необходимо создать такие условия, при которых деятельность пробкового камбия активизировалась бы на большей площади ствола и в течение возможно более длительного времени. Основным путем для этого является искусственное удаление с части поверхности ствола опробковевшей перидермы без повреждения луба. На месте снятой перидермы происходит нарастание новой, называемой в дальнейшем послесъемной (рис. 3). В этом случае пробковый камбий проявляет бурную и равномерную на всей площади обнаженного луба деятельность, которая сохраняется на высоком уровне в течение нескольких лет.

Первые годичные слои послесъемной перидермы имеют одинаковую толщину по всей окружности ствола. Равномерное нарастание пробковой ткани продолжается в зависимости от тех или иных условий в течение первых 8—12 лет. В последующие годы активность феллогена резко снижается и в дальнейшем становится такой же, как у досъемной. Интенсивное образование пробковых клеток сохраняется только под краями постепенно формирующихся отдельностей перидермы. Особенно резко ослабевает деятельность феллогена под их центральным сектором (см. рис. 2), у вновь образующейся отдельности послесъемной пробки через ряд лет происходит формирование трех секторов пробковой ткани — центрального, где прирост постепенно снижается, и двух краевых, в которых сохраняется высокая интенсивность прироста феллемы. Все годичные слои такой отдельности располагаются почти горизонтально, хотя заметна тенденция к вы-



Рис. 3. Общий вид перидермы бархата.

Вверху — досъемная; *внизу* — послесъемная пробка, состоящие из отдельностей.

делению различных групп слоев — вогнутых наружных и слабовыпуклых внутренних (рис. 2, *В*). Под микроскопом заметно постепенное уменьшение количества рядов клеток по направлению к середине центрального сектора и возрастание их числа в краевых секторах отдельностей.

Из данных табл. 4 видно, что в год снятия пробки прирост феллемы незначительный (0.2 мм), что объясняется кратким периодом деятельно-

ТАБЛИЦА 4

Средний прирост послесъемной перидермы по годам в течение 18 лет после удаления досъемной феллемы[1]

Участок	Северная широта	Количество анализов	Годы: 1-й	2-й	4-й	6-й	8-й	10-й	12-й	14-й	16-й	18-й	Общая толщина феллемы (в мм)
			прирост (в мм)										
Бурея . . .	49°40′	18	0.2	1.6	2.7	2.3	2.1	2.0	1.7	1.5	1.3	0.7	16.1
Бикин . .	46°20′	13	0.2	1.4	2.3	2.1	1.9	1.7	1.3	1.0	0.9	0.4	13.2

[1] Сведения, приводимые в данной и следующих таблицах, собраны нами в 1950 и 1955 гг. во время осмотра постоянных пробных площадей с бархатом амурским, заложенных при нашем участии в 1931 и 1932 гг. в долинах рр. Буреи и Бикина.

сти феллогена после съема. Начиная со 2-го года после оперирования дерева прирост пробки резко увеличивается и, оставаясь высоким на протяжении ряда последующих лет, постепенно снижается; к 18-му году после съема он становится наименьшим, близким к приросту досъемной феллемы. На северном участке (Бурея) прирост послесъемной перидермы по отдельным годам и в целом за 18 лет значительно выше, причем высокая интенсивность его сохраняется более длительное время, чем на более южном участке (Бикин).

Сведения, представленные в табл. 5, показывают, что наибольшее количество слоев феллемы образуется на 2-й год после оперирования дерева. В последующие годы число их последовательно уменьшается и через 9 лет становится наименьшим. Если сопоставить данные табл. 4 и 5, то выявляется корреляция между толщиной годичного слоя и числом рядов клеток феллемы.

ТАБЛИЦА 5

Количество рядов клеток феллемы в различных годичных слоях по срединной линии отдельности послесъемной перидермы (среднее из 14 определений)

Годы после удаления									Среднее за 9 лет
1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	
18±3	34±5	29±4	25±4	21±3	18±3	15±3	13±3	10±2	20±5

Таким образом, снятие пробкового слоя активизирует деятельность феллогена на всей обнаженной поверхности луба на несколько последующих лет. Начало снижения его активности под центральными секторами намечающихся отдельностей совпадает с массовым появлением трещин на поверхности послесъемной перидермы. Для того чтобы поддерживать пробкообразовательный процесс длительное время на возможно более высоком уровне, необходимо восстанавливать деятельность феллогена путем повторного снятия слоя перидермы. Для каждого района естественного произрастания или культуры бархата амурского период высокой активности пробкового камбия различен и при прочих равных условиях он колеблется от 8 до 12 лет.

ТАБЛИЦА 6

Зависимость нарастания послесъемной перидермы бархата амурского от условий освещения

Опытный участок	Средняя толщина послесъемной перидермы (в мм)					
	хорошо освещенные деревья			затененные деревья		
	северная сторона	южная сторона	в среднем по стволу	северная сторона	южная сторона	в среднем по стволу
Бурея	11.5	12.4	12.0	10.2	10.4	10.3
Бикин	7.8	8.0	7.9	7.0	8.4	7.7
Средняя . . .	9.6	10.2	10.0	8.6	9.4	9.0

Из данных табл. 6 следует, что на обоих обследованных участках средняя толщина послесъемной перидермы хорошо освещенных стволов бархата амурского выше, чем у затененных деревьев. На Бурейском участке разница в приросте феллемы между освещенными и затененными деревьями более резкая, чем на Бикинском участке. Деревья Буреи на северной и южной сторонах ствола и в среднем по всему стволу наращивают слой перидермы большей толщины, чем деревья Бикина. Во всех случаях на южных сторонах стволов прирост пробки более интенсивный, чем на северных сторонах тех же деревьев.

При суммировании данных последних трех таблиц выясняется, что по мере увеличения континентальности климата, освещенности ствола и засушливости местообитания пробковый слой на деревьях нарастает более энергично. Следовательно, чем суше воздух, окружающий деревья, и чем выше их испарение, тем толще образуемый ими слой феллемы. При увеличении влажности воздуха и уменьшении освещенности процесс пробкообразования ослабевает. Таким образом, главная функция опробковевшей перидермы бархата заключается в защите жизненноважных тканей от излишнего испарения как в летнее время, так и в особенности зимой, когда растения находятся в состоянии покоя.

Еще Санио (Sanio, 1860) подчеркивал, что образование перидермы у растений происходит тогда, когда необходимо защитить побеги от усиливающегося испарения. Дулио (Douliot, 1889) наблюдал более мощное развитие пробковой ткани у многих деревьев на освещенной стороне ствола по сравнению с затененной. По исследованиям Л. И. Рубцова (1931), на южной освещенной стороне деревьев пробкового дуба феллема нарастает быстрее и здесь она толще, чем на северной стороне тех же стволов. Подобный же характер нарастания феллемы на осевых органах береста пробкового отмечают А. А. Шаповалов (1931) и К. Э. Собеневский (1933). Де Зив (De Zeeuw, 1941) при изучении ясеня пенсильванского и других древесных пород установил, что в условиях значительного освещения перидерма на стволах возникает на несколько лет раньше, чем при затенении. Наконец, С. Ш. Шамбетов (1960) на многих видах деревьев убедительно доказал, что основной функцией перидермы является защита внутренних тканей от излишнего испарения и перегрева во время сухого и жаркого лета.

Совпадение взглядов упомянутых авторов, исследовавших перидерму разных древесных видов, с итогами наших исследований бархата амурского доказывает правильность вывода о решающем значении засушливых условий, или, иначе говоря, пониженной влажности воздуха для интенсивности феллемообразовательного процесса. Этот вывод также подтверждается исследованиями физиологов (Гордягин, 1925; Рязанцев, 1937; Иванов, 1946). Последний указывал, что пробка, образующаяся при «созревании» побега к зиме, является защитой от транспирации, а не от мороза.

Результаты описанных исследований позволяют сделать следующие выводы.

1. Плантации бархата амурского с целью получения наибольшего количества пробки следует размещать в районах с относительно засушливым летом.

2. Для деревьев бархата следует создавать такие условия, которые способствуют высокому приросту древесины в толщину и одновременно снижают прирост ствола в высоту.

3. Лучшими участками для образования на таких деревьях мощной перидермы нужно считать полуоткрытые изреженные насаждения с сухим воздухом и хорошей освещенностью.

ЛИТЕРАТУРА

Блукет Н. А. (1959). Причины замены эпидермиса пробкой у деревьев и кустарников в период крахмалистого минимума. Изв. ТСХА, 1 (26). — Гордягин А. Я. (1925). К вопросу о зимнем испарении некоторых древесных пород. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. гос. унив., 50, 5. — (Григорьев А.) Grigorieff A. (1871). Zur Anatomie des *Phellodendron amurense* Rupr. Bot. Zeit., 21. — Иванов Л. А. (1946). Свет и влага в жизни наших древесных пород. — Кузнецова М. И. (1933). Микроскопическое исследование коры бархата. Информ. бюлл. ДВНИЛИ, 2. — Нечаев А. П. (1957). Особенности прироста древесины у бархата амурского после снятия пробковой коры. Лесн. хоз., 11. — Нечаев А. П.

(1958). Роль чечевичек в формировании перидермы *Phellodendron amurense* Rupr. Бот. журн., 10. — Рубцов Л. И. (1931). Агудзерская пробковая роща. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 3. — Рязанцев А. В. (1937). Участие отдельных элементов поверхности древесных ветвей в процессе зимней транспирации. В сб. н.-и. работ Пермск. с.-х. инст., VI. — Собеневский К. Э. (1933). Пробковый берест. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. X, 1. — Шамбетов С. Ш. (1960). Перидерма коры стеблей. Современное состояние сведений об этой ткани. Изв. АН Киргизск. ССР, сер. биолог. наук, II, 3. — Шаповалов А. А. (1931). Пробконосность береста в Каменной степи (*Ulmus campestris* var. *suberosa*). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 3. — De Zeeuw C. (1941). Influence of exposure on the time of deep cork formation in three Northostern trees. Bull. of the New York state college of forest, at Syracuse Univ., Tech. publ., 56, 14. — Douliot H. (1889). Recherches sur le periderme. Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 7, 10. — Gerber A. (1885). Die jährliche Korkproduktion im Oberflachenperiderm. Zeitscht. f. Naturwissensch., IV, 4 Folge, 5. — Sanio C. (1860). Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes. Jahrbüch. wissensch. Bot., II.

г. Хабаровск.

THE FORMATION OF THE PHELLEM ON THE PERENNIAL SUPERTERRANEAN AXIAL ORGANS OF *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR.

By A. P. Nechayev.

SUMMARY

The periderm of *Phellodendron amurense*, enveloping the trunk and the branches as an uninterrubted tube, consists of separate distinctly delimited sections connected together by the last layer of suberized tissue.

Different parts of each separate section have different growth rates, different thickness of annual layers and different number of layers of phellem cells, increasing from the middle to the edges.

After one year following the excortication of the periderm a new layer of post-excortication cork is formed on the surface; its increment attains its maximum on the second year after decortication and then decreases from year to year, falling to the level of the pre-excortication increment by the 12th-16th year after decortication.

The rate of periderm formation is higher under the conditions of continental climate, high light intensity and low air humidity at the level of the trunk.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

С. Х. Чевренидп

ТАРАН ДУБИЛЬНЫЙ И ВВЕДЕНИЕ ЕГО В КУЛЬТУРУ В УЗБЕКИСТАНЕ

С 4 рисунками

(Получено 23 I 1961)

В промышленности Среднеазиатских советских республик в качестве сырья для получения дубильных экстрактов издавна используются корни некоторых дикорастущих растений, среди которых особенно известен таран дубильный.

Ввиду этого, начиная с 1949 г., Институт ботаники Академии наук Узбекской ССР всесторонне изучает возможности введения в культуру дубильных растений. В результате проведенных исследований доказана полная возможность и рентабельность разведения тарана дубильного.

В 1961 г. в Ильичевском районе Андижанской области Узбекской ССР был организован специализированный тарановодческий совхоз. Осенью того же года здесь были засеяны первые 160 га промышленных плантаций тарана. Аналогичные работы по введению в культуру тарана дубильного были проведены Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР, Институтом ботаники АН УССР, на Выставке достижений народного хозяйства (Москва), Институтами ботаники Казахской ССР и Литовской ССР и другими учреждениями Советского Союза (см. Михайлова, 1949; Гончаров и Дмитриенко, 1959).

Некоторые результаты исследований по тарану, изложенные в настоящей статье, были получены в итоге нашей 10-летней работы с этим растением в Узбекистане, в условиях поливного земледелия (Дробов и Чевренидп, 1952, 1955).

Таран дубильный (*Polygonum coriarium* Grig.), по-узбекски торон, — многолетнее травянистое растение, принадлежащее к семейству гречишных (*Polygonaceae*), к роду горец (*Polygonum*). Это семейство включает большое количество таннидоносных растений, но многие его виды еще не изучены с этой точки зрения.

Взрослые растения тарана образуют раскидистые или компактные кусты, приземистые или высокие.

На каудексе корня закладывается большое количество почек различной величины, часть их к осени достигает 1—3 см. Из этих почек весной следующего года развиваются новые надземные побеги. У однолетних растений обыкновенно по бокам у основания стебля закладывается не более двух почек.

Стебли тарана от 40—75 до 260—300 см высоты и до 2.5—3 см толщины; у основания они прямые или слегка коленчатые, целиком опушены, или в узлах гладкие, но чаще опушены только узлы; последние зеленые или красноватые, позже буреющие, как и все растение. Три, а иногда пять нижних междоузлий находятся под землей, причем на них развиваются многочисленные придаточные корни, которых особенно много в узлах (рис. 1). На стеблях насчитывается до 18—20 междоузлий, длина которых колеблется от 6 до 20 см.

Листья тарана очередные, различные по величине и форме. На стебле листья достигают 12—15 см длины и 3—4 см ширины, на ветвях — 4—7 см длины и 1.5—2 см ширины; листья более или менее жесткие, почти всегда опушенные, особенно с нижней стороны. По форме яйцевидные или яйцевидноланцетные, цельнокрайные, очередные с коротким черешком.

Соцветие — крупная метелка до 35—45 см длины и 20—25 см ширины, густая, реже рыхлая, сильно раскидистая (рис. 2). Цветки белые или беловато-кремовые, 3—6 мм длины и 2—3 мм ширины. Тычинок восемь, у основания они расширенные, к пыльникам суженные. Длина тычиночных нитей до 3.5 мм. Пыльники раскрываются вдоль. Рылец — три.

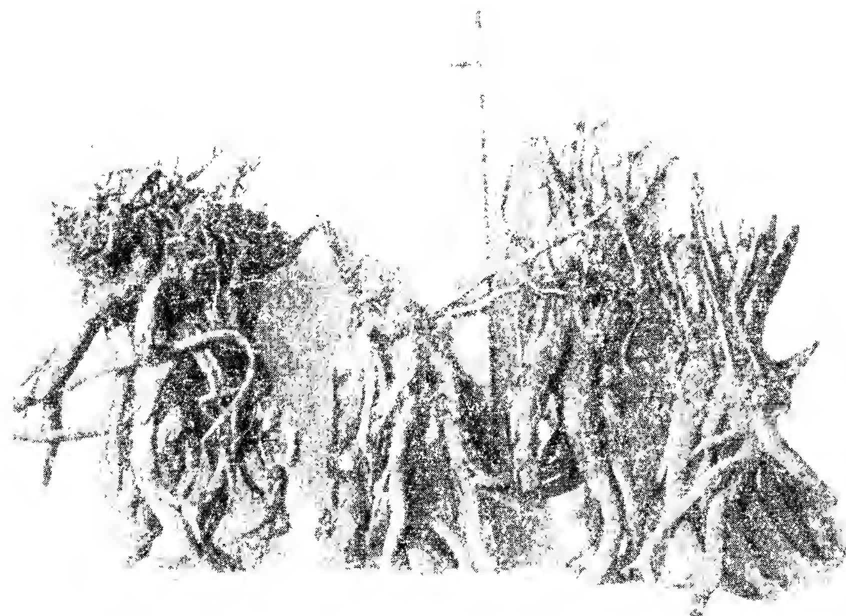


Рис. 1. Придаточные корни на подземных частях стеблей тарана дубильного.

Цветет таран в естественных условиях в июне-июле. Продолжительность цветения каждого цветка 4—8 дней, после чего околоцветник желтеет и завязь разрастается в зеленый плод. Плод — трехгранный орешек (число граней иногда бывает больше трех) с острыми ребрами, блестящий, от светлого до темно-бурого (рис. 3).

Основную ценность для промышленности имеет корень тарана, достигающий двух и более метров длины, богатый дубильными веществами (до 25%) и используемый для получения высококачественных дубильных экстрактов.

Семена тарана, высеянные осенью, весной дают дружные всходы. Корень сеянцев тарана в фазе двух настоящих листьев достигает 8—12 см длины и начинает развивать боковые корешки.

С момента появления первой пары настоящих листьев главный корень начинает утолщаться. В дальнейшем, по мере развития листьев, происходит удлинение и утолщение главного корня и развитие боковых корешков. В первый год жизни в условиях культуры таран дубильный образует длинный веретенообразный стержневой корень (до 30—40 см), с большим количеством слабо ветвящихся боковых корешков. Боковые корешки однолетнего корня проникают на глубину 3—5 см, в горизонтальном направлении на 3—4 см.

Начиная с первого года (вторая половина вегетационного периода), кора верхней части головки корня тарана грубеет, приобретает пробковую прослойку; корень на этом участке теряет тончайшие боковые корешки, приспособленные для всасывания воды с минеральными веществами из почвы. Примерно с этого периода развития главный корень тарана дубильного начинает нести свои основные функции.

Во-первых, в нем начинают накапливаться дубильные вещества, крахмал, сахар и т. д.; во-вторых, он становится источником питания, обеспечивающим первоначальное отрастание надземной части растения; в-третьих, главный корень тарана является органом добывания влаги из глубоких слоев почвы, когда в условиях равнины задерживается естественное поступление воды или полив и придаточные корни подземной части стеблей оказываются в сухих горизонтах почвы.



Рис. 2. Общий вид соцветий тарана дубильного.

Только благодаря этим особенностям главного корня тарана дубильного можно объяснить интенсивное отрастание побегов в весенний период, достигающее до 3—8 см в день как в естественных условиях, так и в культуре.

Типичная форма корней тарана, выращенных из семян, — стержневая, веретенообразная (Чевренидн, 1959). Она сохраняется в течение всей жизни растения (рис. 4). У растений же, выращенных из отрезков головки корня (частей каудекса), количество придаточных корней в первый год иногда превышает 10, а в третьем году их насчитывается уже до 25.

Многочисленные определения содержания влаги и таннидов в корнях тарана показывают, что оно сильно изменяется на протяжении вегетации. Влажность корней тарана в апреле составляет 70—75%, в мае — 60—65%, в августе-сентябре — до 50—60%. В среднем же корень тарана содержит 50—60% воды и 40—50% сухих веществ, основную массу которых составляют танниды. Корни из естественных зарослей содержат около 20—25% дубильных веществ, но в отдельных корнях количество таннидов достигает 30—35% (Дробов, Милоградова и Чевренидн, 1952).

В естественных условиях таран размножается главным образом партикуляцией, т. е. путем деления каудекса.

В культуре таран лучше всего размножать семенами, но можно применять и вегетативный способ — делением каудекса (Титов, 1947).

Для дружного прорастания высеянных под зиму семян тарана весной требуется хорошее увлажнение и температура почвы 7—13°. На 10-й день

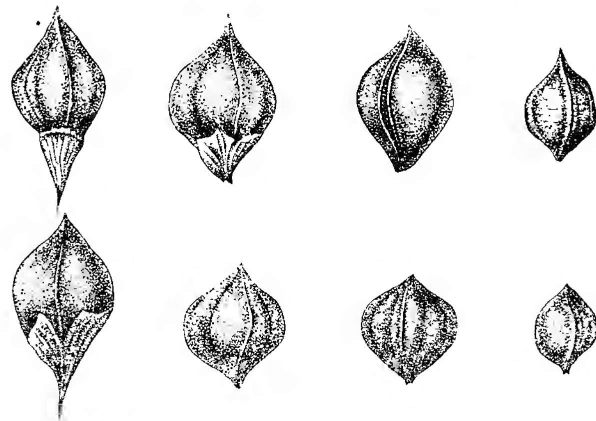


Рис. 3. Плоды тарана дубильного.

после появления всходов образуется первая пара настоящих листочков. В первый год жизни растения имеют в основном один стебель. При хорошем уходе в условиях культуры рост стебля продолжается до июля-августа.

Во второй и в последующие годы таран начинает вегетировать ранней весной.

У многолетних растений с наступлением фазы цветения рост стеблей прекращается, а после плодоношения листья начинают усыхать.

Для хорошего роста и развития тарана в первом году жизни необходимо достаточное увлажнение почвы (60% от полной влагоемкости). Излишнее, неравномерное и быстро меняющееся увлажнение почвы, особенно в период перехода тарана в состояние покоя и во время покоя, ведет к выпаду значительной части растений.

Фаза бутонизации начинается на втором году вегетации в первой декаде апреля, после массового отрастания и появления стеблей и листьев.

Массовое цветение наступает в первых числах мая, плодоношение — в конце мая, созревание — в конце июня. Сбор семян лучше всего проводить в первой декаде июля.

Сбор урожая корней тарана для промышленного использования производится на четвертом году жизни в фазе массовой бутонизации и начала цветения растений.

Массивы тарана, выделенные для семенных целей, следует сохранять на более длительный срок.

Опыт показывает, что таран хорошо развивается на черноземновидных горных и сероземных поливных почвах с глубоким залеганием грунтовых вод. На почвах с близкими грунтовыми водами, а также при высокой

влажности на тяжелых глинистых почвах, корни тарана загнивают и выпадают.

Корни тарана повреждают такие почвенные вредители, как проволочники, ложнопроволочники, личинки хрущей, а также гусеницы подгрызающих совок. Поэтому при выборе участка необходимо предварительное обследование почвы энтомологом, и если в среднем на одном квадратном метре окажется больше одной личинки хруща или пяти-шести проволочников, посевы тарана без обработки почвы 12%-м дустом гексахлорана или ДДТ производить нельзя.

В первом году жизни таран растет сравнительно медленно и мало конкурентноспособен по отношению к сорнякам. Поэтому его не следует высевать без предварительной глубокой обработки почвы на участках, засоренных такими злостными сорняками, как гумай, аджерек, вьюнок, мышей и др.

Для посева тарана могут быть использованы старые люцерники при их вспашке с оборотом пласта с последующей тщательной очисткой поля от корней люцерны. Посевы тарана можно также размещать по таким предшественникам, как пропашные и зерновые культуры, если они выращивались на высоком агротехническом фоне.

Для хорошего роста и развития тарана обработка почвы должна отвечать следующим агротехническим требованиям: вспашка на глубину не менее 30—40 см, накопление и сохранение влаги и питательных веществ, борьба с почвенными вредителями и сорняками, улучшение физических свойств почвы, а также выравнивание участков для хорошего полива и создания условий для равномерной заделки семян.



Рис. 4. Типичная форма корня тарана дубильного, выращенного из семени.

При подзимнем посеве на участках из-под зерновых и пропашных культур поле должно быть вспахано на полную глубину, не позже чем за месяц до посева; за 7—10 дней до посева должна проводиться мелкая культивация на глубину 4—5 см с боронованием.

Одновременно с посевом производится нарезка борозд на глубину 12—15 см, необходимых в случае сухой весны для проведения выгоночных поливов. Лучшим сроком посева тарана в условиях Средней Азии является сентябрь-октябрь.

За 10 дней до посева семена протравливают формалином. Посев производится рядовой сеялкой (СОН-2,8).

Таран хорошо реагирует на минеральные подкормки. Внесение азота, фосфора и калия повышает урожайность корней и содержание в них таннидов.

За вегетационный период в условиях Узбекистана таран нуждается в 6—8 поливах и в таком же количестве междурядных обработок.

На семенных плантациях тарана культивации междурядий прекращаются в момент цветения, когда ряды сомкнулись, так как стебли и ветви

тарана в этот период очень хрупкие и проведение культивации может вызвать большие потери урожая семян из-за поломок цветоносных стеблей.

В первый год при получении массовых всходов необходимо провести прореживание, оставляя 150 тыс. растений на 1 га, и одну ручную прополку.

При наличии прогалин их нужно заполнить подсадкой молодых растений, взятых из загущенных мест или выращенных в бумажных стаканчиках. Прореживание и подсадку тарана рекомендуется проводить в апреле-мае перед очередным поливом, вообще же ремонт полей следует производить осенью.

Плодоношение тарана, как правило, начинается на втором году вегетации. Однако только на третьем году, когда цветет 30—35% растений, с 1 га можно получить до 100 кг семян.

Семена тарана на равнине созревают в конце июня и начале июля, сбор их проводят в первой половине июля. Массовое созревание семян в естественных зарослях наступает в середине августа. Созревшие семена в течение 10—15 дней с растений не осыпаются. Сбор семян производится вручную.

Проведенными анализами установлено, что максимальное количество таннидов в корнях тарана содержится в фазе массовой бутонизации и начала цветения растений. Наибольшее количество таннидов локализуется в верхней части корня. Поэтому уборку корней лучше производить в фазе цветения тракторными свеклокомбайнами после предварительного полива полей.

Многолетние данные по урожайности корней тарана показывают, что их размеры и вес в культуре сильно варьируют (Чевренидн, 1953, 1954). Так, в пятилетнем возрасте вес сухих корней колеблется от 50 до 4000 г. Подобная вариабильность объясняется полиморфизмом растений, который особенно сильно проявляется в условиях культуры.

В культуре, на поливных сероземах под Ташкентом вес корней у отдельных экземпляров в четырехлетнем возрасте достигал даже 10 600 г. Такие экземпляры представляют большой интерес для селекции и несомненно явятся серьезным резервом для повышения урожая тарана в условиях культуры.

Урожайность сухой массы корней тарана в пересчете на 1 га в третьем году вегетации растений на опытных плантациях в ур. Ирису достигала 11 т, в сел. Ханабад — 10.7 и под Ташкентом — 14.1 т. В пятилетнем возрасте она повысилась в ур. Ирису до 23.5 и под Ташкентом до 23.7 т.

Таковы в общих чертах особенности поведения тарана в культуре и приемы его возделывания в условиях Средней Азии. В неорошаемых районах приемы культивирования тарана значительно проще, затраты труда и стоимость сырья ниже. Однако и в орошаемой зоне рентабельность культуры тарана не вызывает никакого сомнения.

Если в настоящее время заготовка корней тарана в естественных условиях обходится в 150 рублей за тонну, то в культуре она будет стоить не более 80 рублей. Следует при этом иметь в виду, что дальнейшая разработка агротехники тарана дубильного, механизация трудоемких работ, создание высокоурожайных сортов значительно снизят себестоимость сырья. Организация большого числа специализированных хозяйств по культуре тарана и других дубильных растений обеспечит плановое снабжение нашей дубильно-экстрактовой промышленности дешевым сырьем высокого качества.

ЛИТЕРАТУРА

Гончаров С. В. и Ф. С. Дмитриенко. (1959). Опыты по выращиванию тарана дубильного на Украине, в окрестностях Киева. В сб.: Таран дубильный. — Дробов В. П., Е. П. Милоградова и С. Х. Чевренидн. (1952). Таран и его культура на дубильное сырье. Легк. промышл., 10. — Дробов В. П.

и С. Х. Чевренидн. (1952). Таран и его культура. Изв. АН УзССР, 5. — Дробов В. П. и С. Х. Чевренидн. (1955). Таран (*Polygonum coriarium* Grig.), как дубильное растение. Рефер. работ АН УзССР, внедряемых в народн. хоз. — Михайлова В. П. (1949). Опыты по введению в культуру тарана (*Polygonum coriarium* Grig.). Изв. АН Каз.ССР, сер. бот., 3. — Титов В. С. (1947). Дубильные растения Средней Азии 1. Таран, его заготовка и разведение. — Чевренидн С. Х. (1953). Биология тарана. Тр. инст. бот. АН УзССР, II. — Чевренидн С. Х. (1954). Таран (*Polygonum coriarium* Grig.) и введение его в культуру. Автореф. диссерт., Л. — Чевренидн С. Х. (1959). Морфологические особенности корня тарана дубильного (*Polygonum coriarium* Grig.). В сб.: Таран дубильный.

Институт ботаники
Академии наук Узбекской ССР,
г. Ташкент.

ТОМ 47 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1962, № 11

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В. М. Шмидт

О МЕТОДЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА Е. С. СМИРНОВА И НЕКОТОРЫХ ВОЗМОЖНОСТЯХ ЕГО ПРИМЕНЕНИЯ В БОТАНИКЕ

Проблема определения сходства между видами рода является одной из наиболее важных проблем как зоологической, так и ботанической систематики. Существует две стороны этой проблемы: разграничение видов (особенно в случае так называемых «плохих» видов) и объединение родственных видов в естественные внутриродовые группы (подроды, ряды, серии).

Для решения первой задачи в трудных случаях с успехом могут применяться биометрические методы различной сложности, начиная от простого сопоставления средних арифметических вариационных рядов нескольких признаков и кончая более тонкими приемами корреляционного и дисперсионного анализов. Во всяком случае биометрия располагает довольно обширным арсеналом математических средств для разграничения таксонов и оценки существенности их различий.

Иначе обстоит дело с разрешением вопросов, связанных со второй стороной затронутой проблемы. В самом деле, как наиболее объективно расчленить, скажем, род, состоящий из множества видов, на естественные, родственные, подчиненные ему систематические группы? Можно, конечно, проделать это посредством сопоставления биометрических характеристик изученных видов. Но подобная операция будет означать введение некоторого элемента субъективизма в точный математический анализ, ибо при этом неизбежно возникнут сомнительные случаи, когда систематик вынужден будет положиться на свою интуицию. Кроме того, сам биометрический анализ останется в какой-то мере незавершенным и над объективными данными возникнет нежелательная субъективная надстройка.

В связи с этим важное значение приобретает разработанный энтомологом Е. С. Смирновым (1960, 1961) метод таксономического анализа рода, основанный на сопоставлении качественных (т. е. не поддающихся непосредственному измерению) признаков видов. Уместно заметить, что последнее обстоятельство также представляет интерес, ибо большинство биометрических методик нацелено на анализ количественных признаков.

В чрезвычайно интересной работе Смирнов (1960) обосновывает и подкрепляет конкретным примером на насекомых возможность биометрически точного расчленения рода на естественные группы видов, или, что то же самое, возможность объективного объединения видов во внутриродовые систематические категории. Предлагаемый метод весьма прост, удобен и доступен любому систематику, а сами вычисления не отнимают много времени. Поскольку указанные работы Смирнова практически не известны ботаникам, представляется небесполезным по возможности сжато и без математических выкладок осветить принципы и основное содержание рассматриваемого метода в целях популяризации его в ботанической среде.

При анализе качественных характеристик автор метода различает прежде всего *свойства* и *признаки*, считая вторые модальностями первых. Так, например, окраска венчика (А) является свойством. Конкретные проявления этого свойства — красный (A_1), белый (A_2), голубой (A_3) цвет венчика у различных видов рода — следует считать признаками. Пусть в роде 10 видов, из них 2 обладают красным, 7 — белым и 1 — голубым венчиком. Тогда общее распределение видов данного рода по признакам данного свойства можно представить в следующей форме:

$$2A_1 + 7A_2 + 1A_3 = 10. \tag{1}$$

Пусть, далее, мы принимаем в расчет еще одно свойство — форму листа (В), причем в роде встречаются два признака этого свойства: цельный лист (B_1) и лопастной лист (B_2), а соответствующее распределение имеет вид:

$$4B_1 + 6B_2 = 10. \tag{2}$$

Распределение (1) является тримодальным, распределение (2) — бимодальным. В зависимости от числа признаков могут иметь место и мультимодальные распределения. Одномодальное распределение, свидетельствующее о том, что все виды рода характеризуются одним и тем же признаком данного свойства, не имеет значения для метода таксономического анализа и не учитывается последним.

Рассмотренные выше признаки являются положительными. Соображения математического порядка требуют одновременного учета и отрицательных признаков. Дело в том, что по отношению к каждому положительному признаку (A_1, A_2, A_3) следует учитывать и его отсутствие (a_1, a_2, a_3). Таким образом, если A_1 означает у нас красный венчик, то под a_1 разумеется венчик любого другого цвета, кроме красного, a_2 свидетельствует о любом цвете, кроме белого и т. д. Положительные и отрицательные признаки не существуют совместно у одного и того же вида: наличие A_1 есть одновременно отсутствие a_1. Зато, очевидно, этот вид наделен признаками a_2 и a_3, в то время как всем остальным видам рода свойствен признак a_1. В итоге характеристику вида, обладающего положительным признаком A_1, следует записать (по свойству А) следующим образом: $A_1a_2a_3$, характеристикой вида с признаком A_2 будет выражение $a_1A_2a_3$ и т. д.

Введение понятия об отрицательных признаках позволяет сводить любое мультимодальное распределение к системе распределений бимодальных, что имеет для данного метода принципиальное значение. В самом деле, распределение (1) легко представить в виде трех бимодальных распределений:

$$\left.\begin{aligned} 2A_1 + 8a_1 = 10 \\ 7A_2 + 3a_2 = 10 \\ 1A_3 + 9a_3 = 10 \end{aligned}\right\} \tag{3}$$

Точно так же распределение (2) выразится системой:

$$\left.\begin{aligned} 4B_1 + 6b_1 = 10 \\ 6B_2 + 4b_2 = 10 \end{aligned}\right\} \tag{4}$$

Допустим теперь, что какие-либо два вида (x и y) из сравниваемых 10 видов рода имеют следующее совместное распределение (угловая скобка символизирует сам акт сравнения):

$$\begin{array}{c|l} x & A_1a_2a_3B_1b_2 \\ y & a_1A_2a_3B_1b_2 \end{array} \rangle \tag{5}$$

Как видно, эти виды совпадают по одним признакам и расходятся по другим, что и наблюдается обычно в действительности. Зададимся целью определить степень сходства или различия между данными видами. Казалось бы, что проще всего добиться этого путем подсчета числа совпадений и несовпадений рассматриваемых признаков, а результат представить в форме их отношения. Однако подобная операция имела бы серьезнейший дефект, так как при этом не была бы учтена разная таксономическая ценность сопоставляемых признаков. Между тем каждому систематику хорошо известна неравнозначность признаков в таксономическом отношении. Нетрудно убедиться, что в нашем произвольном примере признак A_2 является в роде обычным, банальным, встречаясь в 7 случаях из 10, тогда как признак A_1 весьма редок, а признак A_3 вообще специфичен для одного вида. Совпадение видов рода по банальным признакам мало что говорит об их родстве. Зато совпадения по ряду редких признаков несомненно следует расценивать не только как показатель сходства, но и как указание на близкое генетическое родство сопоставляемых видов.

Указанные соображения заставляют ввести понятие об *удельных весах* признаков — понятие само по себе весьма ценное, с нашей точки зрения, для систематики. Удельные веса составляются очень просто, в виде отношения коэффициентов при буквах, обозначающих признаки в бимодальных распределениях (вот почему мультимодальные распределения приводятся предварительно к бимодальному виду). В нашем примере удельные веса (ω) совпадающих признаков, исходя из систем бимодальных распределений (3) и (4), будут следующими:

$$\begin{array}{llll} \omega A_1A_1 = {}^8/_2 & \omega a_1a_1 = {}^1/_4 & \omega B_1B_1 = {}^3/_2 & \omega b_1b_1 = {}^2/_3 \\ \omega A_2A_2 = {}^3/_7 & \omega a_2a_2 = {}^7/_3 & \omega B_2B_2 = {}^2/_3 & \omega b_2b_2 = {}^3/_2 \\ \omega A_3A_3 = 9 & \omega a_3a_3 = {}^1/_9 & & \end{array}$$

Из этих цифр видно, что совпадение признаков действительно оценивается пропорционально их редкости, пропорционально таксономической значимости. Признаки редкие имеют больший удельный вес,[1] чем признаки банальные. Но таким способом ведется учет только совпадающих признаков. По теории вероятностей следует, что не-

[1] Что касается самого термина «удельный вес», предложенного Смирновым, то нам он кажется мало удачным. В статистике и биометрии употребляются термины «вес», «взвешивание», однако «удельный вес» есть известная всем физическая величина, и нет никакой надобности придавать этому слову новый смысл. Рассматриваемое понятие удобнее было бы именовать «относительным весом» или «степенью значимости признака».

совпадению любых признаков следует придавать удельный вес, равный единице. Естественно придать этому числу отрицательное значение (—1) в противовес совпадению признаков.

Исходя из нашего сравнения (5), составим сумму удельных весов совпадений и несовпадений признаков и, разделив полученное выражение на число сопоставляемых признаков (а их у нас 5), т. е. вычислив среднее значение суммы всех удельных весов, получим коэффициент (t_{xy}), названный Смирновым *таксономическим отношением* двух видов:

$$t_{xy}=\frac{1}{5}\left(-1-1+\frac{1}{9}+\frac{3}{2}+\frac{3}{2}\right)=0.222.$$

Положительные значение t_{xy} свидетельствует о сходстве сравниваемых видов, отрицательное — о различии, а абсолютная величина — о степени сходства или различия. Подобным образом таксономические отношения (а их число определяется формулой сочетаний по 2 из количества видов) рассчитываются попарно для всех видов рода и сводятся в таблицу, анализ которой приводит к наглядному расчленению рода на группы родственных видов (подроды, ряды, серии).

Любопытно, что существует и имеет реальный смысл таксономическое отношение вида к самому себе. В этом на первый взгляд нелепом положении (ведь все признаки вида совпадают сами с собой!) в действительности проявляется скрытый смысл взвешивания признаков. Один вид может характеризоваться набором редких (более «тяжелых»), другой — наоборот, обычных (более «легких») признаков. Поэтому таксономическое отношение вида к самому себе (t_{xx}) показывает степень оригинальности (термин Смирнова) или, иначе говоря, степень его специфичности по отношению к другим видам.

В нашем примере вид x оказывается более оригинальным, чем вид y. Сравнение этих видов самих с собою дает:

$$\begin{array}{l|l} x & A_1a_2a_3B_1b_2 \\ x & A_1a_2a_3B_1b_2 \end{array} \; t_{xx}=\frac{1}{5}\left(4+\frac{7}{3}+\frac{1}{9}+\frac{3}{2}+\frac{3}{2}\right)=1.889.$$

$$\begin{array}{l|l} y & a_1A_2a_3B_1b_2 \\ y & a_1A_2a_3B_1b_2 \end{array} \; t_{yy}=\frac{1}{5}\left(\frac{1}{4}+\frac{3}{7}+\frac{1}{9}+\frac{3}{2}+\frac{3}{2}\right)=0.758.$$

Результат естественный, если вспомнить, что признак A_1 встречается в роде гораздо реже признака A_2, тогда как по остальным признакам сравниваемые виды совпадают.

Как уже говорилось, в основу данного метода положено сопоставление *качественных* признаков. Мы не вполне согласны с утверждением его автора, что виды различаются между собой главным образом качественными признаками. Быть может, действительно, количественные характеристики в большей степени отражают внутривидовые, нежели межвидовые отличия. Однако, по нашему убеждению, нельзя недооценивать видовые количественные отличия, которые несомненно существуют в природе и часто (достаточно вспомнить «плохие» виды!) играют весьма важную роль в диагностике видов. Когда мы говорим о виде как о качественной определенности, то это вовсе не исключает наличия существенных количественных видовых характеристик. В связи с этим представляется возможным и целесообразным расширить область применения рассматриваемого метода за счет привлечения к анализу количественных признаков видов. При этом мы исходим из того, что количественные признаки видов (или количественное свойство рода) всегда можно свести к качественному бимодальному распределению внутри анализируемого рода по принципу «большой»—«маленький» или «много»—«мало». Предлагаемая трансформация количественных признаков в качественные влечет за собою некоторое огрубление входных данных, частичную потерю информации. Однако эта потеря компенсируется появляющейся возможностью вовлечения в анализ количественных характеристик, возможностью их использования в отдельности или совместно с качественными. Собственно говоря, потерю информации можно было бы уменьшить и даже свести на нет, приводя количественное свойство не к бимодальному, а к мультимодальному распределению признаков, но нам пока не ясен возможный объективный подход к этому. В то же время бимодальное *качественное* распределение признаков *количественного* свойства (например, размера органа) получается легко и естественно, если как граничный критерий использовать среднее значение признака для рода и относительно него разбить каждое количественное свойство на две части по указанному выше принципу.

Поясним сказанное на конкретном примере. В нашем распоряжении имелись количественные данные (средние арифметические значения признаков) по исследованным ранее различными биометрическими способами (Шмидт, 1961а, 1961б, 1962) пяти совокупностям: трем видам рода *Odontites* Zinn и двум экологическим формам одного из них. В указанных работах была подтверждена таксономическая самостоятельность видов и доказана систематическая принадлежность экологических форм к *O. serotina* Dum. Эти формы, произрастая в местообитаниях, типичных для двух других видов, сильно конвергируют с каждым из них (береговая форма — с *O. litoralis* Fr., сорно-полевая форма — с *O. verna* [Bell.] Dum.). Нами было также высказано мнение, что

имеющиеся в литературе данные (например, «Флора СССР», 1955, 22 : 656) о близости *O. litoralis* Fr. к *O. verna* (Bell.) Dum., по всей вероятности, не соответствуют действительности, и что *O. litoralis* Fr. таксономически выглядит видом более обособленным от двух других. Однако это заключение не могло быть тогда строго биометрически доказанным, ибо основывалось на простом сопоставлении полученных данных.

Попытаемся теперь с помощью метода таксономического анализа доказать указанное предположение. Затем мы поставим своей целью, используя этот метод, еще раз осмыслить соотношения между видами и упомянутыми формами *Odontites*.

Нами учитывались следующие 17 количественных свойств, сведенных к бимодальному распределению признаков посредством разделения каждого свойства на две категории. В качестве граничного критерия было принято среднее значение ($M_{ср.}$) свойства всех пяти совокупностей (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Средние значения ($M_{ср.}$) количественных свойств видов и экологических форм *Odontites*

Шифр	Свойства	$M_{ср.}$
A	Высота растения (в мм)	135.0
B	Число междоузлий	9.2
C	Число укороченных междоузлий	3.2
Д	Средняя длина междоузлия (в мм)	9.7
E	Число пар нормально развитых ветвей	1.0
F	Угол отклонения от стебля верхней ветви (в градусах)	27.9
G	Уровень ветвления (в мм)	39.6
H	Число интеркалярных листьев	1.2
I	Длина верхнего листа (в мм)	12.4
K	Максимальная ширина верхнего листа (в мм)	2.7
L	Число зубцов с одной стороны того же листа	2.5
M	Длина осевой кисти (в мм)	47.7
N	Число пар цветков в осевой кисти	7.3
O	Длина венчика нижнего цветка осевой кисти (в мм)	7.9
P	Длина чашечки того же цветка (в мм)	5.1
Q	Длина зубца чашечки того же цветка (в мм)	2.1
R	Ширина зубца чашечки того же цветка (в мм)	1.3

Введем для удобства следующие условные обозначения: *l* — *O. litoralis* Fr., *sl* — береговая форма *O. serotina* Dum., *st* — типичная и *sc* — сорно-полевая экологические формы того же вида, *v* — *O. verna* (Bell.) Dum. Условимся также обозначать прописными буквами превышение признака над $M_{ср.}$, а строчными буквами — обратное соотношение.[1]

Рассмотрим вначале совместное распределение признаков для трех видов *Odontites*, которое имеет вид:

st ABCdEFGHiklMNOPQr
v ABCDEFGHIKLMNOPQr
l abcDefghiKlmnOPQR

Прежде всего из приведенного распределения видно, что признаки O, P и Q совпадают у всех трех видов. Удельные веса этих признаков равны нулю, следовательно, не имея никакого таксономического значения (см. также Шмидт, 1961а, 1962), данные признаки должны быть исключены из дальнейшего анализа. Далее, учитывая, что мы имеем дело с тремя видами одного рода, применим разработанную на этот случай Смирновым (1961) схему рациональной разбивки трехчленного рода, значительно упрощающую все расчеты. Своей задачей при этом будем считать выяснение степени родства между рассматриваемыми видами.

Не вдаваясь в подробности указанной схемы расчета, приведем рассчитанные по соответствующим формулам (Смирнов, 1961) таксономические отношения (табл. 2).

Сопоставление таксономических отношений табл. 2 подтверждает наглядно наше прежнее предположение о систематической обособленности *O. litoralis* Fr. и о близости

[1] По условиям метода ввиду бимодального распределения всех признаков нет надобности вводить отрицательные признаки.

двух других видов. Однако предлагаемая методика позволяет доказать это более строго. По Смирнову, для противопоставления в нашем случае *O. litoralis* Fr. двум другим видам требуется наличие условий: $t_{stv} > t_{stl}$ и $t_{stv} > t_{vl}$. В нашем примере соответственно имеем: $+0.071 > -0.786$ в обоих случаях. Далее требуется наличие еще одного условия: сходство сближаемых видов должно превышать имеющееся между ними отличие. Данное условие, вообще говоря, определяется знаком t_{stv}. Поскольку t_{stv} положительно, то требуемый перевес налицо. Математически этот перевес определяется неравенством $a > 2\ (b+c)+\frac{3}{2}k$, что в рассматриваемом случае дает $10 > 8$ и окончательно доказывает близость *O. serotina* Dum. к *O. verna* (Bell.) Dum. и обособленность в систематическом отношении *O. litoralis* Fr. Данные табл. 2 свидетельствуют также о том, что наиболее оригинальным или специфичным видом является все тот же *O. litoralis* Fr. ($t_{ll}=+1.571$), характеризующийся набором более редких признаков.

ТАБЛИЦА 2

Таксономические отношения (t) трех видов *Odontites*

Виды	*st*	*v*	*l*
st	+0.714	+0.071	−0.786
v	+0.071	+0.714	−0.786
l	−0.786	−0.786	+1.571

Рассмотрим теперь совместное распределение признаков исследуемых количественных свойств видов и экологических форм *Odontites*:

l	abcDefghiKlmnOPQR
sl	abcdefghiklmnopqR
st	ABCdEFGHiklMNOPQr
sc	ABCdEFGHiKLmNoPqr
v	ABCDEFGHIKLMNOPQr

Рассчитанные для этого распределения таксономические отношения сведены в табл. 3.

Прежде всего, заметим, что различия в величине таксономических отношений одних и тех же видов в табл. 2 и табл. 3 (например, $t_{stl}=-0.786$ в одном и $t_{stl}=-0.534$ в другом случае) не должны нас смущать. Таксономическое отношение есть величина относительная, зависящая от числа сравниваемых совокупностей в конкретном распределении и потому изменяющаяся с изменением их числа.

Анализируя данные табл. 3, приходим к следующим выводам:

1. Вновь подтверждается таксономическая обособленность и специфичность *O. litoralis* Fr., которые нельзя не поставить в связь с высказанными ранее (Шмидт, 1961б, 1962) соображениями о морфологической и экологической стабильности этого вида и о строгой охране стабилизирующим отбором его адаптивной нормы, выработавшейся в ходе эволюции. Наименее оригинальным видом является *O. serotina* Dum. ($t_{stst}=+0.691$). Этот вид, в противоположность предыдущему, обладает наиболее широким диапазоном морфологической изменчивости и экологической приспособляемости. Интересно отметить, что корреляционный анализ (Шмидт, 1961б) показал наибольшую степень интегрированности первого вида и наименьшую — второго.

ТАБЛИЦА 3

Таксономические отношения видов и форм *Odontites*

Виды и формы	*l*	*sl*	*st*	*sc*	*v*
l	+1.181	+0.328	−0.534	−0.828	−0.412
sl	+0.328	+1.230	−0.632	−0.191	−1.000
st	−0.534	−0.632	+0.691	+0.152	+0.324
sc	−0.828	−0.191	+0.152	+0.838	+0.029
v	−0.412	−1.000	+0.324	+0.029	+1.059

2. В ходе естественного отбора на скороспелость в нашем случае можно констатировать заметное повышение оригинальности (специфичности) совокупности у экологических форм *O. serotina* Dum. ($t_{slsl}=1.230$, $t_{scsc}=0.838$ против исходной величины $t_{stst}=0.691$). Степень повышения оригинальности, очевидно, прямо пропорциональна степени давления отбора, большей у береговой формы и меньшей у сорнополевой формы указанного вида. Все это также перекликается с ранее полученными данными о повышении целостности корреляционной структуры совокупности в ходе отбора (Шмидт, 1961б).

3. Сильное давление отбора в условиях береговой полосы приводит к тому, что береговая форма *O. serotina* Dum. по анализируемому показателю оказывается ближе к *O. litoralis* Fr., чем к исходному типу ($t_{sll}=+0.328$ против $t_{slst}=-0.632$). Если бы все пять рассматриваемых совокупностей имели таксономический ранг видов, то береговую форму *O. serotina* Dum. следовало бы сблизить с *O. litoralis* Fr. в противовес остальным трем таксонам. Здесь следует также подчеркнуть, что данный метод не претендует на трактовку систематической принадлежности исследуемых единиц, заранее предполагая их одинаковый ранг. Поскольку это условие умышленно нами не было соблюдено, то отмеченное сходство между береговой формой *O. serotina* Dum. и *O. litoralis* Fr. мы вправе не принимать как выражение родства. Это сходство, не подвергая сомнению наши прежние выводы о систематической принадлежности береговых форм к *O. serotina* Dum., убедительно свидетельствует о сильных изменениях в береговых популяциях этого вида, происходящих под воздействием сурового отбора и приводящих в итоге к сильной конвергенции. Как отмечалось ранее (Шмидт, 1962), эта конвергенция и явилась причиной смешивания многими авторами береговых форм *O. serotina* Dum. с *O. litoralis* Fr. Таксономический анализ в значительной мере подкрепляет это утверждение.

4. В случае гораздо более слабого отбора на краях посевов зерновых культур (сорнополевая форма *O. serotina* Dum.) изменения в популяциях выражены значительно слабее и указанная форма остается более близкой к исходному типу, нежели к *O. verna* (Bell.) Dum. ($t_{scst}=+0.152$ против $t_{scv}=+0.029$), несмотря на то, что и в этом случае наблюдается известная конвергенция.

5. Таким образом, наглядно выявляется степень дивергенции экологических форм *O. serotina* Dum. в ходе отбора. Вместе с тем нетрудно обнаружить, что эти формы, будучи несколько сходными по своему внешнему облику, дивергируют от типичной формы в принципиально разные стороны: береговая форма наиболее удалена в таксономическом отношении от *O. verna* (Bell.) Dum. ($t_{slv}=-1.000$), а сорнополевая форма — от *O. litoralis* Fr. ($t_{scl}=-0.828$).

Разобранный пример, как нам кажется, раскрывает дополнительные возможности применения метода таксономического анализа Смирнова за счет вовлечения в расчеты количественных характеристик сопоставляемых совокупностей.[1] С помощью этого метода можно не только решать вопросы рационального разбиения рода на группы родственных видов, но и просто устанавливать степень сходства и различия между отдельными таксонами любого ранга. По-видимому, не обязателен и одинаковый ранг сопоставляемых таксонов, но в этом случае исследователь, разумеется, должен иметь объективное представление о систематическом положении тех единиц, которые он подвергает таксономическому анализу. В рассмотренном нами примере, не зная заранее факта конвергенции береговых форм *O. serotina* Dum. с *O. litoralis* Fr. и не имея по этому поводу биометрически обоснованного убеждения, легко было бы прийти к ложному выводу о принадлежности береговых форм к *O. litoralis* Fr. Такой опасности, конечно, нет в случае сопоставления таксонов заведомо одинакового ранга. Метод таксономического анализа вообще не призван решать вопросы систематической принадлежности тех или иных таксономических единиц. Однако сфера его применения может оказаться значительно шире, чем предполагалось автором метода. В настоящее время трудно очертить круг явлений, где метод таксономического анализа сможет впоследствии найти себе применение. Во всяком случае возможность использования качественных признаков таксонов делает крайне желательным приложение метода к вопросам совершенствования естественной филогенетической системы растительного царства.

По нашему мнению, данным методом можно с успехом пользоваться и при разрешении вопросов совершенно иного, не систематического порядка. Важно лишь, чтобы анализируемое явление самой своей структурой позволяло оперировать терминами метода таксономического анализа. Так, например, Н. А. Миняев и автор данной статьи пришли к общему убеждению, что с помощью этого метода можно производить объективное флористическое районирование той или иной территории. Поясним эту мысль. Территория, подлежащая флористическому районированию, разбивается на некоторое число небольших по площади квадратов. В каждом квадрате учитывается наличие или отсутствие наиболее важных в фитогеографическом смысле элементов флоры. Такими элементами могут служить, например, виды, имеющие границы своих ареалов на данной территории. В терминах метода таксономического анализа вся территория является «родом», выделенные квадраты — «видами», фитогеографическая характеристика группы элементов флоры (например, группа сарматских видов, группа таежных видов и т. д.) — «свойством». Это свойство легко свести к бимодальному распределению в каждом квадрате (больше $^1/_2$—меньше $^1/_2$ всех видов данной группы в квадрате). Возможно и тетрамодальное распределение по принципу «очень мало» — «мало»—«много»—«очень много», для чего количество видов группы следует разделить на 4 равные части. В итоге, суждение будет строиться на определении степени сходства и различия между рассматриваемыми квадратами и на основании их группировки в естественные флористические районы. Разумеется, сами границы флористических районов уточняются с учетом конкретных местонахождений вовлеченных в анализ видов и

[1] При этом, разумеется, можно оперировать и качественными и количественными характеристиками одновременно.

других данных, но в своей основе проделанное таким образом районирование будет несравненно более объективным, чем обычно. Самым трудоемким процессом при этом будет не математическая обработка данных, а фиксация местонахождений видов по квадратам. В дальнейшем нами (Миняев и Шмидт) предполагается применить на практике изложенные соображения в целях флористического районирования Псковской области, где полевые работы ведутся уже в течение трех лет.

Безусловно, возможно также приложение интересующего нас метода к определению степени близости конкретных флор и флористических областей. Нет сомнения в том, что в будущем выявятся и другие возможности этого метода. Следует выразить надежду, что метод таксономического анализа Смирнова привлечет внимание ботаников и найдет себе применение в их работах.

В заключение следует отметить, что поскольку данный метод разработан биологом, то он предложен им в конкретной форме и без математического обоснования в общем виде. Такое обоснование, равно как и определение средней ошибки таксономического отношения, относящееся к сфере компетенции математиков-статистиков, было бы весьма желательным, так как это позволило бы выяснить математическую сущность метода, увязать его с другими приемами биометрии и очертить круг явлений, допускающих его применение.

Литература

Смирнов Е. С. (1960). Таксономический анализ рода. Журн. общ. биолог., 21, 2. — Смирнов Е. С. (1961). Структура трехчленного рода. Тез. докл. III Совещ. по примен. математич. методов в биолог. — Шмидт В. М. (1961а). К проблеме биологической значимости полимодальных кривых некоторых признаков растений. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биолог. — Шмидт В. М. (1961б). Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм *Odontites* Zinn (сем. *Scrophulariceae*). Тез. 3-го совещ. по примен. математич. методов в биолог. — Шмидт В. М. (1962). Биометрическое исследование систематических отношений видов и форм *Odontites* Zinn северо-запада СССР. Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 25 XII 1961).

Р. А. Шавельзон

ОПЫТ СБОРА ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

За последние годы все большее и большее внимание уделяется зеленым одноклеточным водорослям и, в частности, хлорелле. Это понятно, если учесть богатые возможности ее применения: использование хлореллы в замкнутых системах космических кораблей, применение водорослей в качестве кормовой базы для скота и птицы, а также в рыбном хозяйстве для питания рачков и инфузорий, которые являются пищей для рыб. Кроме того, биомасса хлореллы может быть сырьем для получения различных химических веществ. Все это говорит о том месте, которое хлорелла в ближайшем будущем займет в народном хозяйстве.

Вполне понятно, что одноклеточные водоросли привлекают внимание альгологов, физиологов, генетиков и других специалистов.

Задачей наших исследований является выведение высокопродуктивных штаммов хлореллы. Естественно, что разнообразие природных видов должно дать богатый исходный материал для последующей селекции. Особые надежды мы возлагали на образцы, выделенные из горячих источников различных географических широт.

Для выделения водорослей нами были собраны пробы из горячих источников Прибайкалья и Дальнего Востока, из прудов, расположенных недалеко от Владивостока, а также из озер Мегино-Кангаласского района Якутии.

В большинстве случаев исследование приходится начинать со сбора водорослей в природе, поэтому большое значение приобретает опыт их сбора в условиях экспедиции. Общепринятые методы (Pringsheim, 1946; Голлербах и Полянский, 1951; Коршиков, 1953) сбора и выделения водорослей в природе довольно трудно применить в экспедиционных условиях. Перевозка проб воды с живым материалом, а также засеянных колб, чашек Петри и т. п. затруднительна, особенно в далеких экспедициях со сложными маршрутами.

В связи с этим нам пришлось применить несколько видоизмененную методику сбора, вполне оправдавшую себя в экспедиционных условиях. Мы сочли желательным поделиться своим опытом по сбору одноклеточных зеленых водорослей.

Пробы брались следующим образом. В бутылку, которая предварительно была ополоскана в воде источника, набирали 100—200 мл воды. В нее же обязательно добавляли немного породы, по которой протекает источник — ила, песка, камешков. Если камни были крупные, то зелень соскабливали чистым ножом и помещали ее в бутылку. Затем все это тщательно перемешивали встряхиванием и стерильно засевали

по 0.3—0.5 мл суспензии в пробирки с агаризованной средой Пратта (на литр воды: KNO_3 — 0.1 г, K_2HPO_4 — 0.01 г, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0.01 г, $FeCl_3 \cdot 6H_2O$ — 0.001 г, 1.2% агар-агара).

Использовались «большие» пробирки 18—20 см длиной и 18—20 мм в диаметре. Среду наливали по 15—20 мл в пробирку. Сознательно брались большие объемы субстрата. Хотя это и затрудняло транспортировку культур, но зато препятствовало высыханию и растрескиванию поверхности агара, а главное — большая поверхность среды способствовала обильному росту культур водорослей. Скашивание агара мы производили за день до посева, чтобы уменьшить высыхание питательной среды. Пробирки закрывались ватными пробками. Посеянная в пробирки суспензия (0.3—0.5 мл) распределялась по всей поверхности агара. Жидкости в пробирках практически не было, и пробки сохранялись сухими при любом виде транспортировки.

Каждую пробу засевали в три-четыре пробирки. При посеве в пробирки одной и той же пробы каждый раз заново набирали в пипетку взвесь породы и водорослей для того, чтобы сбор их был более полным.

Из каждого источника брали одну, две, три, иногда четыре пробы, в зависимости от характера выхода источника на дневную поверхность, его величины и температуры.

Засеянные пробирки помещались в полиэтиленовые мешочки, которые пропускают свет. Мешочки с пробирками укладывались в сумку, так что при каждом удобном случае их можно было вынимать из сумки, и посеянные водоросли получали необходимый им свет.

Водоросли вырастали в пробирках, как правило, через месяц после посева.

Культуры водорослей, привезенных из экспедиции, поддерживались в течение продолжительного времени добавлением жидкой среды Пратта в пробирки, где они росли на дневном рассеянном свете.

В результате таких сборов и хранения во всех пробирках выросли водоросли, принадлежащие к различным типам: *Chlorophyta*, *Cyanophyta*, *Bacillariophyta* и *Xanthophyta*. Из подавляющего большинства проб были выделены разнообразные виды протококковых водорослей, среди них встречались различные представители рода *Chlorella*. Они отличались друг от друга морфологически, отношением к температуре, темпом размножения и другими свойствами. Об этом более подробно будет написано в другой статье.

Литература

Голлербах М. М. и В. И. Полянский. (1951). Определитель пресноводных водорослей СССР, I.— Коршиков О. А. (1953). Визначник прісноводних водоростей Української РСР.— Pringsheim E. G. (1946). Pure cultures of Alghe.

Институт Биологической физики Академии наук СССР, Москва.

(Получено 4 V 1962).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Д. П. Сапожников, З. М. Эйдельман, Д. Толибеков и А. Ходжаев

ПРЕВРАЩЕНИЕ КСАНТОФИЛЛОВ В ЧАСТИЧНО РЕКОНСТРУИРОВАННЫХ СИСТЕМАХ

(Сообщение I)

С 2 рисунками

Основной целью исследования механизма фотосинтеза является полное его воспроизведение в искусственных условиях. Одним из подходов к решению этой проблемы является воспроизведение отдельных реакций фотосинтеза в парциальных системах. В частности, такой реакцией является выделение кислорода изолированными хлоропластами, известное под названием реакции Хилла (Hill, 1937). За последние годы получены данные, из которых следует, что реакция Хилла осуществляется не только хлоропластами, но и гранами и даже растворами фитохромопротеида. В ряде работ было показано, что эта реакция может быть воспроизведена также в частично реконструированных системах. Так, например, Линч и Френч (Lynch a. French, 1957), обрабатывая петролейным эфиром лиофильно высушенные хлоропласты, извлекали фракцию свободных липидов и каротин, при этом фотохимическая активность хлоропластов снижалась на 80%. Повторное введение веществ, извлеченных петролейным эфиром, приводило к полному восстановлению фотохимической активности хлоропластов.

Работами, проведенными в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (Сапожников и др., 1959, 1951) было показано, что два ксантофилла — лютеин и виолаксантин — принимают участие в одном из звеньев переноса кислорода в процессе фотосинтеза (Сапожников и др., 1961, и др.). Так, на свету в листьях зеленых растений происходит увеличение количества лютеина и уменьшение количества виолаксантина; в темноте наблюдается обратное превращение. Это взаимопревращение было осуществлено на изолированных хлоропластах и гранах.

Ввиду этого представлялось интересным исследовать возможность взаимопревращения ксантофиллов в частично реконструированной системе; с целью установления такой возможности и была проведена настоящая работа.

В качестве объекта нами была выбрана система, реконструированная из двух компонентов: белково-липоидного носителя и пигментной системы. Носителем служили этиолированные проростки ячменя, а пигменты мы получали из свежих листьев крапивы.

Методика исследования

Семена ячменя (сорт 'Хибины-1945' урожая 1960 г.) проращивались в рулонах из фильтровальной бумаги в течение 48 часов при комнатной температуре, после чего помещались в темный термостат. Температура термостата была 20—25°. Семидневные проростки срезались и сушились в темноте при температуре 30—35° до воздушно-сухого веса. Высушенные таким способом проростки измельчались ножницами на мелкие кусочки и помещались в эксикатор над хлористым кальцием на 72 часа. Высушенные листья растирались в ступке и просеивались через сито со стороной отверстия 0.4 мм.

Получение петролейно-эфирного раствора пигментов

Свежесорванные листья крапивы, у которой, как известно, хлорофиллаза обладает слабой активностью, измельчались в гомогенизаторе с 55%-м водным раствором ацетона (для нейтрализации клеточного сока добавлялись небольшие количества соды). Полученная масса отжималась через два слоя марли. К отжатой массе приливали избыток ацетона и настаивали в течение 10—15 минут. Раствор пигментов в ацетоне переносился в делительную воронку, содержащую такой же объем петролейного эфира. После добавления воды раствор расслаивался, причем пигменты переходили в верхний петролейно-эфирный слой. Ацетон из петролейного эфира удалялся многократным промыванием водой.

Полученный петролейно-эфирный раствор, содержавший пигменты и липоиды, сгущался под вакуумом при температуре 35—40° и сохранялся в запаянных пробирках на холоду в темноте.

Получение реконструированной системы

Было испытано несколько различных способов посадки пигментов на белково-липоидный носитель, из которых наиболее эффективным оказался следующий: 20 г порошка этиолированных листьев, полученного вышеуказанным способом, помещали в эрленмейеровскую колбу и заливали петролейно-эфирным раствором пигментов. Порошок в колбе встряхивался на механической качалке в течение 3 часов. Избыток петролейного эфира сливался декантацией, а остаток его испарялся в течение 48 часов в холодильнике. Порошок с осевшими на них пигментами и липидами имел зеленую окраску.

Определение прочности реконструированной системы

Для выяснения прочности связей между носителем и пигментами мы применили петролейный эфир с температурой кипения 60—70°, а также смесь полярного и неполярного растворителей.

При этом мы исходили из следующих соображений: чистый петролейный эфир извлекает несвязанный хлорофилл; по извлекаемости хлорофилла смесью полярного

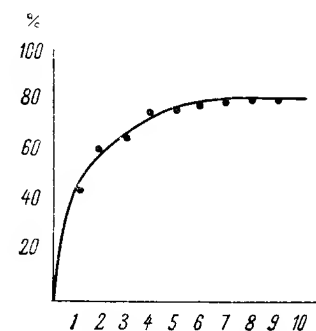


Рис. 1. Извлекаемость пигментов чистым петролейным эфиром.

По оси абсцисс — число экстракций; *по оси ординат* — процент извлеченных пигментов.

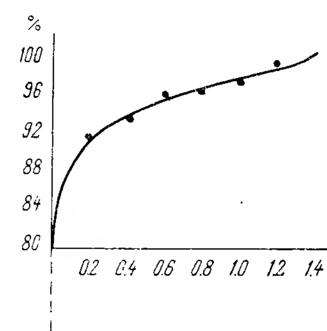


Рис. 2. Извлекаемость пигментов смесью полярного и неполярного растворителей.

По оси абсцисс — концентрация спирта в петролейном эфире (в объемных процентах); *по оси ординат* — процент извлеченных пигментов.

и неполярного растворителей можно было бы судить о прочности связи пигментов с носителем.

Навеску в 0.1 г полученного комплекса помещали в эрленмейеровскую колбу на 100 мл и добавляли 25 мл петролейного эфира; петролейно-эфирный раствор сливался и в нем определяли количество извлеченного хлорофилла. Затем добавляли новую порцию петролейного эфира и оставляли на 5 минут. Эту операцию мы повторили 7 раз, после чего дальнейшее добавление петролейного эфира не приводило к извлечению пигментов. Для определения общего количества хлорофилла пигменты извлекались из параллельной навески смесью спирта с ацетоном в объемном отношении 1 : 3. Результаты по извлекаемости пигментов чистым петролейным эфиром представлены на рис. 1. Из рисунка видно, что петролейный эфир извлекает около 80% хлорофилла, который можно отнести к части пигментов, не образовавших прочной связи с носителем. Таким образом, на долю пигментов, образовавших более прочную связь с носителем, приходится около 20%.

Дальнейшее извлечение пигментов производилось смесью полярного и неполярного растворителей. Результаты такого извлечения представлены на рис. 2.

Анализ кривой извлечения пигментов показывает, что бо́льшая часть их менее прочно связана с носителем; она освобождается при концентрациях спирта от 0.1 до 0.4%. Вторая же, меньшая, часть извлекается при более высоких концентрациях спирта в петролейном эфире.

Таким образом, характер связи пигментов с носителем в полученном нами комплексе обнаруживает некоторую аналогию с типом связи, найденным С. А. Черноморским (1960, 1961) в листьях ряда растений.

Действие света на реконструированную систему

Действие света на реконструированную систему изучалось следующим образом: две навески полученного комплекса (по 0.1 г) помещались в эрленмейеровские колбы, в которые затем наливалось 20 мл фосфатного буфера при pH-7. Одна из колб ставилась в темноту на 30 минут (контроль), а другая (опытная) колба помещалась в кристаллизатор с водопроводной водой. Температура в течение опыта поддерживалась около 20°, что достигалось добавлением льда в воду.

Опытная колба освещалась лампой снизу в течение 20 минут. Освещенность, создаваемая лампой, была около 78 тыс. люксов. После экспозиции на свету и в темноте буфер быстро сливался и порошки фиксировались в ацетоне со спиртом в объемном ношении 3 : 1.

Дальнейшее разделение и количественное определение пигментов проводилось по методу бумажной хроматографии, разработанному Д. И. Сапожниковым и сотрудниками (1955—1956).

О наличии световой реакции судили по разнице в процентном содержании лютеина и виолаксантина в темноте и на свету (см. таблицу).

Процентное содержание лютеина и виолаксантина в частично реконструированной системе в различных условиях (опыты проведены в ноябре 1961 г.)

Дата	Условия опыта	Лютеин	Виолаксантин	Разность	Разность разности
26 XI	Свет	66.2	33.8	32.4	10.8
	Темнота	60.8	39.2	21.6	
29 XI	Свет	68.0	32.0	36.0	14.0
	Темнота	61.0	39.0	22.0	
2 XII	Свет	68.5	31.5	37.0	9.0
	Темнота	64.0	36.0	28.0	
3 XII	Свет	70.2	29.8	40.4	11.2
	Темнота	64.6	35.4	29.2	
Содержание	Среднее световое	68.2	31.8	36.4	11.2
	Среднее темновое	62.6	37.4	25.2	

Данные таблицы показывают, что на свету происходит возрастание процентного содержания лютеина и соответственно уменьшение процентного содержания виолаксантина.

Итак, в частично реконструированной системе, состоящей из белково-липоидного носителя (этиолированные проростки ячменя) и раствора пигментов, была получена световая реакция взаимопревращения лютеина и виолаксантина.

Литература

Рабинович Е. (1951). Фотосинтез, I. — Сапожников Д. И., Д. Г. Алхазов, З. М. Эйдельман, Н. В. Бажанова, И. Х. Лембег, Т. Г. Маслова, А. Б. Гиршин, И. А. Попова, В. С. Сааков, О. Ф. Попова и Г. А. Ширяева. (1961). Включение O^{18} из тяжелокислородной воды в виолаксантин при действии света на растение. Бот. журн., 5. — Сапожников Д. И., Н. В. Бажанова. (1958). К характеристике световой реакции в изолированных хлоропластах. ДАН СССР, 120, 5. — Сапожников Д. И., И. А. Бронштейн, Т. А. Красовская. (1955). Применение метода бумажной хроматографии для анализа пигментов пластид зеленого листа. Биохим., 20, 3. — Сапожников Д. И., Т. А. Красовская, А. Н. Маевская. (1959). Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света. В сб.: Пробл. фотосинтеза, 2. — Сапожников Д. И., С. А. Черноморский. (1960). Об извлекаемости хлорофилла из листьев смесью полярного и неполярного растворителей. Физиолог. раст., 7, 6. — Черноморский С. А. (1961). Изучение состояния

хлорофилл-белкового комплекса в листьях высших растений. Автореф. диссерт., БИН. Л. — Hill R. (1937). Oxygen evolved by isolated chloroplasts. Nature, 139 : 881—882. — Lynch V. H. a. C. S. French. (1957). β-carotene an active component of chloroplast. Archiv. of Biochem. a. Biophys., 70 : 382—391.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 III 1962).

О. Б. Михалевская

О СРОКАХ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК ЛИСТВЕННИЦЫ ДАУРСКОЙ И ЕЛИ АЯНСКОЙ НА КАМЧАТКЕ

С 1 таблицей рисунков

Изучение морфогенеза генеративных почек имеет большое значение в решении проблемы увеличения семеношения хвойных пород и развитии лесосеменного хозяйства. Вопросы эти освещены в научной литературе довольно слабо [1] и совершенно не изучены для хвойных пород Камчатки — лиственницы даурской (*Larix dahurica* Turcz.) и ели аянской (*Picea jezoensis* [G. et Z.] Carr.).

В настоящем сообщении приводятся данные по морфогенезу почек этих двух пород в насаждениях близ пос. Козыревск в 1956 г. Пробы почек брались через 10—15 дней с июля по октябрь с одних и тех же деревьев (у лиственницы с 3 деревьев в районе Второй посевной, у ели с 2 деревьев в районе 12 УСА). Почки фиксировались 70°-м спиртом, затем препарировались и просматривались под бинокулярной лупой. Рисунки делались с помощью рисовального аппарата.

Распускание почек лиственницы в районе пос. Козыревск в 1956 г. началось с конца первой декады мая, цветение происходило с 17 по 25 июня (по наблюдениям В. В. Ерова). Рост молодых побегов лиственницы закончился в начале июля. В первых числах июля на молодых побегах уже обнаруживались почки с зелеными почечными чешуями. Они были еще очень мелкие — до 1.5 мм в диаметре и до 1.0 мм высотой. Препарирование почек в этот период выявило во всех случаях одинаковую картину: наличие конуса нарастания, окруженного бугорками — зачатками чешуй.

В середине июля кора молодых побегов была еще зеленой, но почечные чешуи уже приобрели коричневый цвет. Размеры почек увеличились в 2—3 раза. В этот период началось заложение мужских шишек. Конус нарастания в таких почках был увеличен и у его основания под зачатками чешуй закладывались ряды мелких бугорков — будущих микроспорофиллов (см. таблицу, *1*). К концу июля конус нарастания этих почек полностью дифференцировался на бугорки микроспорофиллов, а в первых числах августа на микроспорофиллах нижних самых периферических рядов уже обнаруживались выпуклости спорангиев (см. таблицу, *2* и *3*). К середине августа выпуклости спорангиев сформировались уже на всех микроспорофиллах.

Начало заложения женских шишек наблюдалось у лиственницы в начале третьей декады июля (см. таблицу, *4*). Конус нарастания таких почек был значительно крупнее конуса нарастания вегетативных почек. У основания его закладывались зачатки хвои, а выше — зачатки кроющих чешуй женской шишки, в пазухах которых затем начинали закладываться зачатки семенных чешуй. Интенсивное заложение зачатков кроющих и семенных чешуй продолжалось в течение первой половины августа (см. таблицу, *5* и *6*) и завершилось лишь во второй его половине.

Таким образом, заложение мужских шишек опережало заложение женских шишек. Мужские шишки начинали закладываться во второй декаде июля, а женские в третьей декаде июля. Кроме того, заложение мужских шишек протекало в более сжатые сроки. Их конус нарастания полностью дифференцировался к концу июля, а у женских — к концу августа. В итоге мужские шишки формировались в течение двух декад, а женские — в течение трех. Такое удлинение периода заложения женских шишек может быть объяснено некоторым понижением температуры воздуха во второй половине августа (см. таблицу в тексте). Однако задержку начала заложения их по сравнению с началом заложения мужских шишек этим объяснить нельзя.

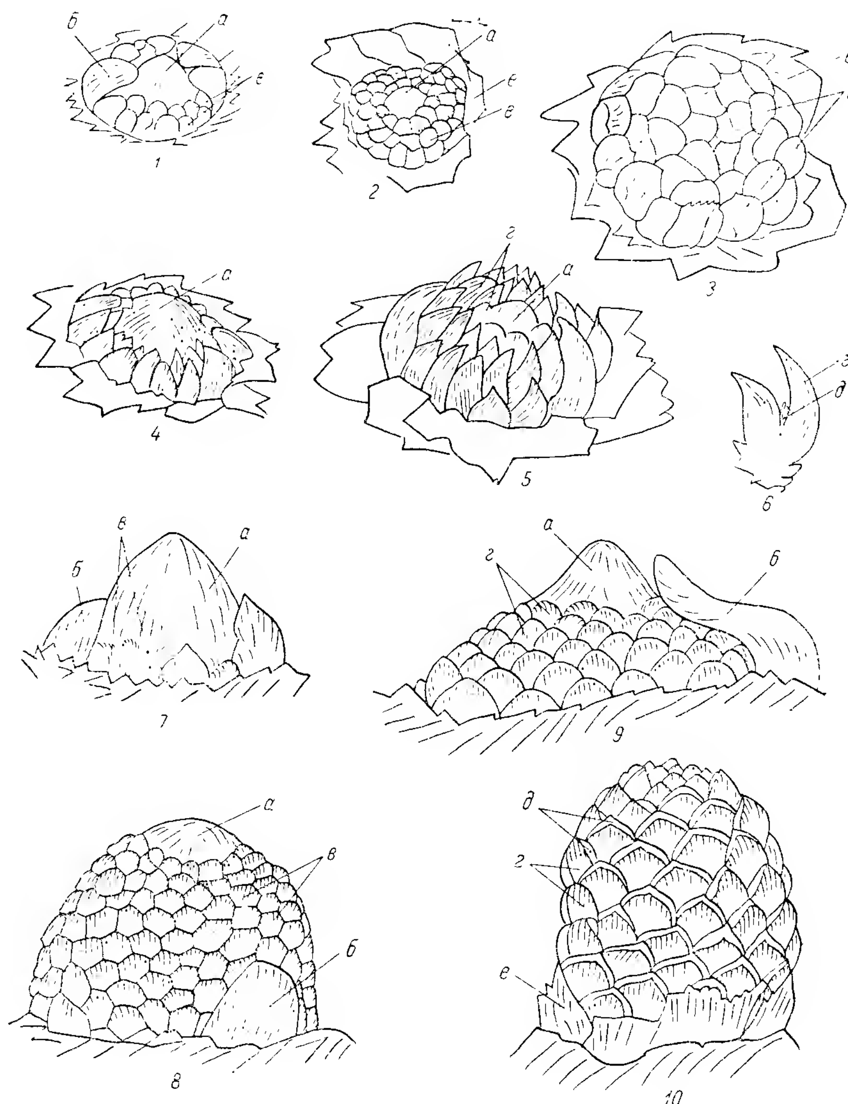
Аналогичная задержка в заложении зачатков женских шишек наблюдалась и у ели аянской. Распускание почек ели и цветение ее в районе Козыревска наблюдалось несколько позднее, чем у лиственницы. Распускание почек началось с середины мая, а цветение происходило с 20 по 28 июня (по наблюдениям В. В. Ерова).

Рост молодых побегов ели закончился в начале июля. Кора на них в этот период была еще зеленой, почки как верхушечные, так и боковые уже сформировались, по-

[1] Сведения по морфогенезу почек сосны имеются в работах Н. В. Котеловой (1952), О. Б. Михалевской (1960) и Д. Я. Гиргидова (1960); по морфогенезу почек ели — у Н. Д. Аникеевой и Е. Г. Мининой (1959) и по морфогенезу почек лиственницы — у А. М. Манькос (1956).

чечные чешуи были еще зелеными. Во всех почках были заложены лишь зачатки почечных чешуй.

К середине июля началось заложение мужских шишек (см. таблицу, *7*). Заложение женских шишек в этот период еще не было обнаружено, они начали закладываться во второй половине июля.



Этапы формирования генеративных почек лиственницы даурской и ели аянской.

1 — мужская почка лиственницы, 14 VII; *2* — то же, 23 VII; *3* — то же, 2 VIII; *4* — женская почка лиственницы, 23 VII; *5* — то же, 2 VIII; *6* — кроющие и семенные чешуи зачатка женской шишки лиственницы, 14 VIII (*1—6* — увел. 40); *7* — мужская почка ели, 13 VII; *8* — то же, 2 VIII; *9* — женская почка ели, 2 VIII; *10* — то же, 8 IX (*7—10* — увел. 65). *а* — конус нарастания; *б* — зачатки чешуй; *в* — зачатки микроспорофиллов; *г* — зачатки кроющих чешуй женской шишки; *д* — зачатки семенных чешуй женской шишки; *е* — остатки удаленных чешуй.

В первых числах августа у зачатков мужских шишек конус нарастания был почти полностью дифференцирован на зачатки микроспорофиллов (см. таблицу, *8*). Зачатки женских шишек в этот период были менее развиты, конус нарастания их был очень выпуклым и дифференцирован на бугорки — зачатки будущих кроющих чешуй — лишь наполовину (см. таблицу, *9*). Зачатков семенных чешуй в этот период еще не было. Они появились в виде небольших бугорков в пазухах кроющих чешуй лишь в середине

Температура воздуха (в °С) в летние месяцы 1956 г. в районе пос. Козыревск (по данным Козыревской метеорологической станции)

Температура	Июнь			Июль			Август		
	декады								
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Средняя суточная . . .	10.7	14.0	15.7	15.8	14.0	15.7	16.2	12.5	12.1
Средняя максимальная	16.8	20.4	22.9	22.9	19.1	22.7	21.0	17.2	18.8
Средняя минимальная	2.9	5.4	7.2	7.5	9.7	8.2	13.0	8.7	5.3

августа. К этому периоду конус нарастания женских шишек был дифференцирован еще не полностью, у зачатков же мужских шишек дифференциация его закончилась.

В начале сентября почки ели, как вегетативные, так и генеративные, были полностью сформированы. В зачатках женских шишек семенные чешуи по величине превосходили кроющие чешуи (см. таблицу, *10*). Все почки в этот период снаружи начали осмоляться. В течение сентября наблюдалось значительное увеличение почек в размерах за счет роста ранее заложенных зачатков.

Таким образом, формирование генеративных почек у ели и лиственницы в центральной части Камчатки наблюдается в основном в течение двух месяцев — июля и августа.

Заложение зачатков мужских шишек опережает заложение зачатков женских шишек у обеих пород на 10—15 дней. Однако, несмотря на такую задержку, формирование женских шишек осуществляется до осени. Этим ель и лиственница отличаются от кедрового стланика в юго-восточной Камчатке, у которого заложение и формирование женских шишек протекает после зимовки, в период весеннего развития почек, хотя мужские шишки у него закладываются до зимовки (Михалевская, 1960).

В заключение хочу выразить большую благодарность работникам Козыревского лесничества, оказавшим неоценимую помощь при взятии проб почек, лесничему З. Г. Котовой и работнику лесной охраны В. В. Ерову.

Литература

Аникеева И. Д. и Е. Г. Минина. (1959). О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов. Бот. журн., 7. — Гиргидов Д. Я. (1960). Метеорологический метод прогноза урожая семян сосны. Лесн. хоз., 7. — Котелова Н. В. (1952). Влияние самоопыления и перекрестного опыления на качество семян и сеянцев сосны обыкновенной. Диссерт. Московск. лесотехн. инст. — Манжос А. М. (1956). Биология цветения и опыления лиственницы сибирской при ксеногамном и гейтоногамном опылении. Диссерт. Инст. леса АН СССР, М. — Михалевская О. Б. (1960). О биологии кедрового стланика на Камчатке. Научн. докл. высш. школы, биолог. науки, 3.

Московский государственный университет.
(Получено 20 XII 1961).

А. Е. Васильев

СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ СЕКТОРИАЛЬНО-ХИМЕРНЫХ ПОБЕГОВ ТОПОЛЕЙ

С 5 рисунками

Химерные растения представляют весьма ценный материал экспериментальной биологии. Они позволяют изучать закономерности морфогенеза органов (Guttenberg, 1960), характер взаимного влияния двух компонентов в условиях предельного вегетативного сближения (Кренке, 1947).

У тополей растения, напоминающие химеры, были получены из каллюса при прививке черенков более 25 лет назад (Богданов, 1935, 1946, 1950). В качестве исходных видов были взяты тополь душистый (*Populus suaveolens* Fisch.), служивший подвоем, тополь черный (*P. nigra* L.) и тополь канадский (*P. deltoides* f. *regenerata* Henry), явившиеся привоями. По своим морфологическим признакам полученные формы настолько напоминали половые гибриды той же комбинации, что по аналогии их стали называть вегетативными гибридами.

Изучение закономерностей вегетативного расщепления и анатомических особенностей взрослых листьев этих растений, проведенное нами в 1959—1961 гг., показало,

что по своему строению они представляют собой монохламидные периклинальные химеры. У вегетативного гибрида № 1 (*P. suaveolens+nigra*) покров принадлежит привою (тополю черному), а вложение подвою (тополю душистому), в то время как у вегетативного гибрида № 10 (*P. deltoides+suaveolens*) покровом является подвой, а вложением — привой (тополь канадский).

В настоящей работе изучались особенности строения листьев на секториально-химерных побегах, возникающих при неполном вегетативном расщеплении периклинальных химер. На таких побегах, наряду с типичными листьями вегетативного гибрида и выщепенца, образуются листья состоящие из двух легко различающихся между собой секторов — гибридного [1] и выщепенца. Последний, как правило, принадлежит наружному компоненту. Граница между секторами чаще проходит по главной жилке или по секущим жилкам различных порядков. Часто ширина сектора выщепенца с абаксиальной стороны больше, чем с адаксиальной, вследствие чего возникает разной ширины полоса так называемого перекрытия. Как видно из рис. 1, площадь, занимаемая секторами, и их очертания варьируют в широких пределах. Секториальные побеги образуют также листья, подобные листьям выщепенца, но отличающиеся присутствием участка неполного выщепления в центре вдоль главной жилки, напоминающего перекрытие в секториальных листьях. Черешок этих листьев сохраняет форму, характерную для вегетативного гибрида. Такие листья можно назвать мозаичными (рис. 1, *12*). Чрезвычайно редко встречаются листья с сектором выщепенца во внутренний компонент. Зоны перекрытия они никогда не образуют.

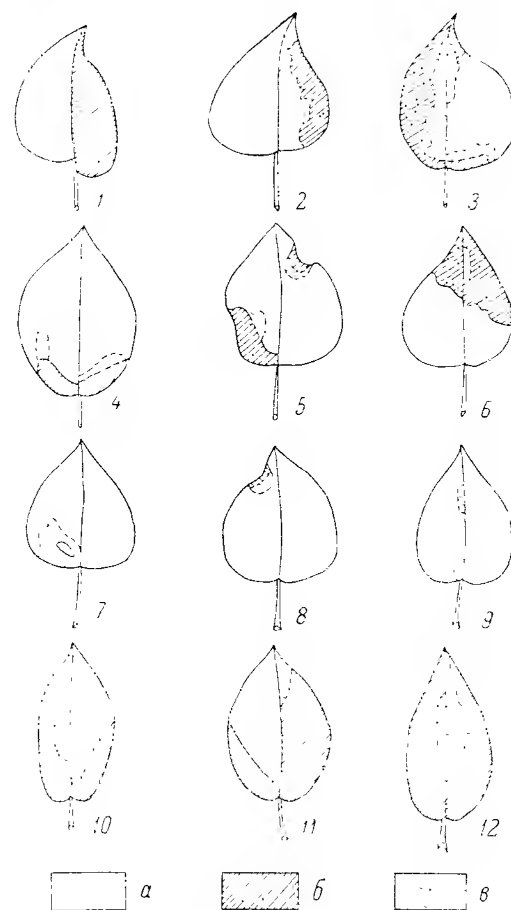


Рис. 1. Схемы расположения секторов у секториально-химерных листьев вегетативного гибрида № 10.

а — гибридный сектор; *б* — сектор выщепенца в тополь душистый; *в* — зона перекрытия. *1—11* — секториальные листья; *12* — мозаичный лист.

Представляло интерес изучить анатомические особенности секториальных листьев и листьев чистых выщепенцев на секториальных побегах. С этой целью было исследовано 38 листьев различных типов. У каждого листа изучалось строение эпидермиса и мезофилла в различных участках листовой пластинки, а также строение черешка.

Четкие различия и малая изменчивость в строении листьев исходных видов и вегетативных гибридов позволили определить принадлежность отдельных тканей секториальных листьев к одному из исходных видов. Это облегчалось еще и тем, что сектор выщепенца представлен почти всегда наружным компонентом, легко отличающимся от вегетативного гибрида.

Эпидермис секториальных листьев. У типичных листьев вегетативных гибридов эпидермис изменен по сравнению с эпидермисом исходного вида, образующего покров (рис. 2, *5*). Эти изменения касаются как формы и размеров клеток, так и густоты расположения устьиц и носят устойчивый характер. В то же время эпидермис листьев побегов чистых выщепенцев в наружный компонент заметно не отличается от эпидермиса исходного вида. Строение эпидермиса секториальных листьев характеризуется большой неустойчивостью. Форма и размеры клеток и густота расположения устьиц у отдельных листьев сильно варьируют и не являются однородными даже в пределах одного поля зрения микроскопа; при этом участок типично гибридных клеток может находиться рядом с участком значительно более крупных клеток, ха-

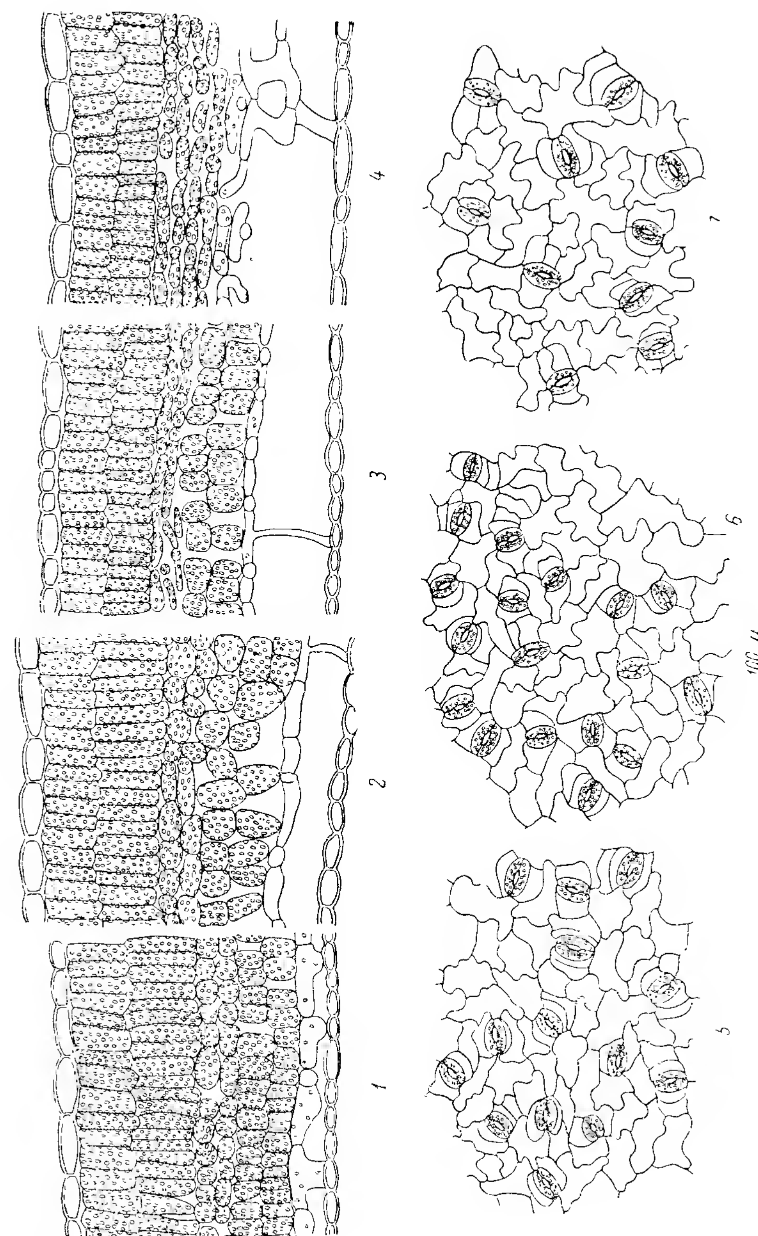


Рис. 2. Строение секториально-химерных листьев вегетативного гибрида № 10.

1–4 — поперечные срезы; *5–7* — нижний эпидермис: *1* и *5* — гибридный сектор; *2* — перекрытие; *3* — переходная зона (в центральном слое видны клетки выщепенца); *4* и *7* — сектор выщепенца; *6* — переходные структуры.

рактерных для эпидермиса выщепенца (рис. 2, *6* — внизу справа). Интересно отметить, что форма клеток и густота расположения устьиц не связаны прямо с характером подстилающих тканей, определяющих внешний облик сектора. В связи с этим все секториальные листья по строению эпидермиса можно разделить на три группы: 1) у обоих секторов (гибридного и выщепенца) преобладает гибридный эпидермис; 2) оба сектора имеют эпидермис типа выщепенца; 3) эпидермис каждого сектора в общем сохраняет типичное для него строение.

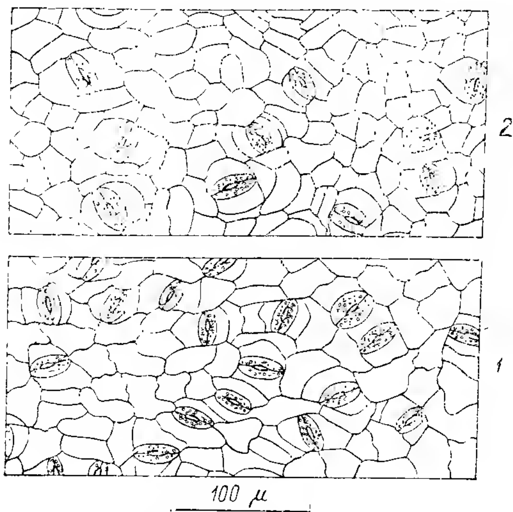


Рис. 3. Вегетативный гибрид № 10. Нижний эпидермис секториального листа с сектором выщепенца во внутренний компонент (тополь канадский).

1 — гибридный сектор; *2* — сектор выщепенца.

Характерно, что тип эпидермиса не связан и с площадью, занимаемой тем или другим сектором. Так, листья с преобладанием сектора выщепенца или имели весь эпидермис гибридного типа, или каждый сектор сохранял характерное для него строение, но не было листьев, весь эпидермис которых был типа выщепенца.

Однако даже если оба сектора имели в общем гибридный эпидермис, клетки его в секторе выщепенца всегда были в среднем несколько крупнее, а густота расположения устьиц несколько меньше. Это свидетельствует о том, что возврат к эпидермису, типичному для наружного компонента, происходит постепенно, с образованием переходных форм, что вызывает появление даже в пределах одного поля зрения как типично гибридного участка с большим количеством устьиц и мелкими клетками со слабо извилистыми стенками, так и участка выщепенца с редкими устьицами и крупными клетками, имеющими лопастные очертания. При этом оба участка содержат клетки переходного характера (рис. 2, *6*). Группы клеток эпидермиса, типичных для выщепенца, встречаются независимо от типа мезофилла, который они облекают, т. е. как в гибрид-

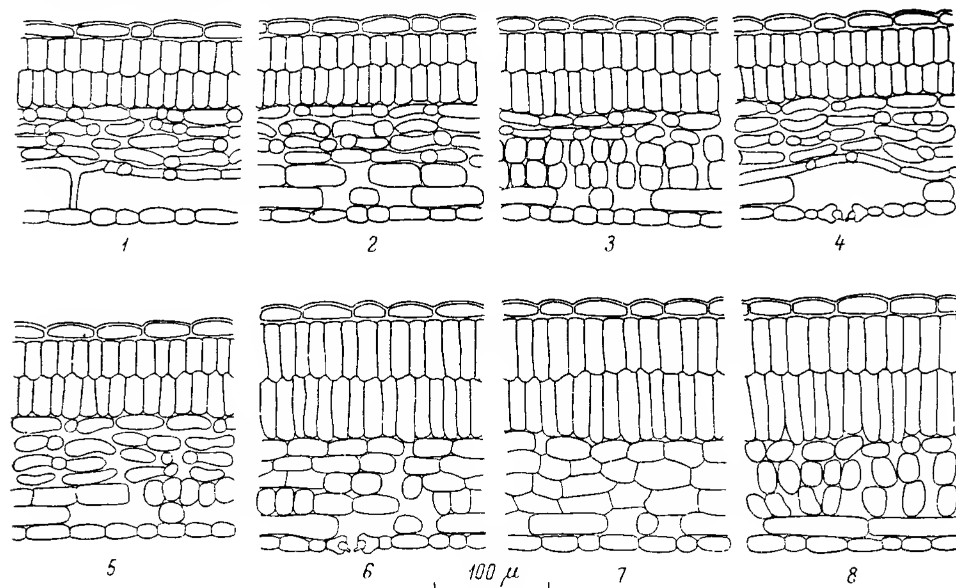


Рис. 4. Строение секториальных листьев вегетативного гибрида № 1.

1 — гибридный сектор; *2*—*7* — миксохимерные структуры в секторе выщепенца; *8* — типичное строение выщепенца (подробнее в тексте).

ном секторе, так и в секторе выщепенца, однако в последнем их число и площадь увеличиваются.

Такой постепенности не наблюдается у чрезвычайно редко встречающихся листьев с сектором выщепенца во внутренний компонент. Здесь эпидермис сектора выщепенца сразу приобретает типичное для него строение (рис. 3). Это объясняется, вероятно, тем, что внутренний компонент у вегетативных гибридов не изменен по сравнению с исходными видами.

М е з о ф и л л   с е к т о р и а л ь н ы х   л и с т ь е в. В то время как строение листьев у вегетативных гибридов почти не подвержено варьированию, в строении секториальных листьев встречается большое разнообразие. Тем не менее и здесь, как правило, гибридный сектор сохраняет свое типичное строение, а варьирование, заключающееся в формировании различных переходных структур, наблюдается лишь в зоне перехода от одного сектора к другому и в секторе выщепенца.

Как уже упоминалось, секториальные листья могут иметь перекрытие различной ширины, в котором сектор выщепенца заходит на абаксиальную сторону дальше, чем на адаксиальную. Оказалось, что это перекрытие построено аналогично участку неполного выщепления, расположенному вдоль главной жилки у мозаичных листьев вегетативного гибрида № 10; оно в общем напоминает строение типичного гибридного листа, отличаясь от него тем, что вместо гиподермы из толстых клеток, прилегающих к эпидермису, имеется воздухоносный слой, характерный для выщепенца, но значительно меньшей мощности. Выщепенцу же принадлежат и 1—2 ряда звездчатых клеток, граничащих с воздухоносным слоем. Остальные ткани, в том числе и проводящая система, в общем подобны тканям вегетативного гибрида (рис. 2, *2*).

Переход от зоны перекрытия к сектору выщепенца у вегетативного гибрида № 10 происходит на протяжении нескольких миллиметров участка, характеризующегося миксохимерной структурой мезофилла. Это выражается в том, что сначала в центральный слой, принадлежащий внутреннему компоненту, вклиниваются клетки выщепенца, легко отличаемые благодаря своей небольшой величине и наличию выростов (рис. 2, *3*); при этом могут возникать клетки промежуточной между обоими компонентами формы. Затем клетки выщепенца вытесняют и палисаду — выщепление в наружный компонент заканчивается (рис. 2, *1*). Небольшие группы округлых клеток внутреннего компонента могут еще встречаться в центральном слое выщепенца, но через несколько миллиметров они окончательно исчезают. Поэтому сектор выщепенца и отдельные целиком «душистые» листья на секториально-химерных побегах вегетативного гибрида № 10 везде характеризуются структурой, типичной для тополя душистого.

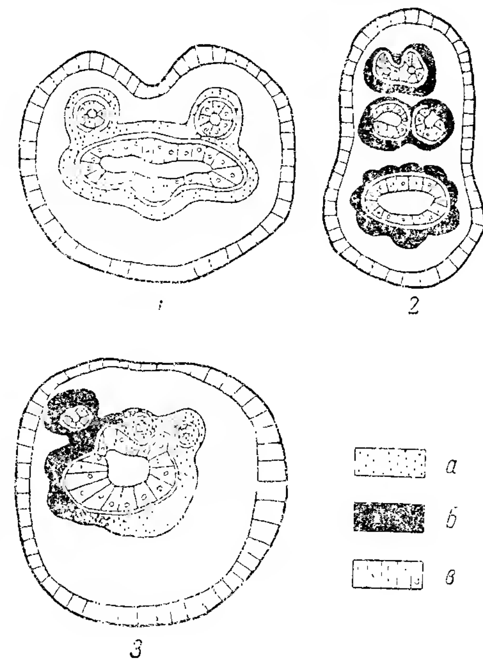


Рис. 5. Строение черешка недалеко от листовой пластинки.

1 — тополь душистый и вегетативный гибрид № 1; *2* — тополь черный, тополь канадский и вегетативный гибрид № 10; *3* — черешок секториального листа вегетативного гибрида № 1. *а* — слабо выраженная механическая обкладка; *б* — сильно выраженная механическая обкладка, *в* — ксилема.

У вегетативного гибрида № 1 в зоне контакта также наблюдается «ступенчатый» переход от одного сектора к другому. Однако переходные структуры здесь подвержены большему варьированию и распространяются значительно дальше в сектор выщепенца.

Более светлая зона у главной жилки мозаичных листьев вегетативного гибрида № 1, как и зона перекрытия в секториальных листьях, не представляет собой однородной структуры даже в пределах одного листа. Строение мезофилла одних участков может приближаться к строению его у типично гибридных листьев, отличаясь лишь тем, что в воздухоносном слое располагаются клетки гиподермы выщепенца, прилегающие к эпидермису (рис. 4, *1*). В других участках звездчатые клетки внутреннего компонента (тополя душистого) могут отсутствовать, тогда гиподерма выщепенца прямо примыкает к центральному слою гибрида (рис. 4, *2*), клетки которого могут видоизменяться и приобретать таблитчатую форму (рис. 4, *7*). Наконец, среди групп видоизмененных

таблитчатых клеток появляются группы клеток нижней палисады и округлых изодиаметрических клеток, типичных для выщепенца (рис. 4, *5* и *6*). Важно отметить, что в отличие от вегетативного гибрида № 10 сектор выщепенца у вегетативного гибрида № 1 почти никогда не имеет на значительном протяжении типичного для тополя черного мезофилла. При этом участки, обладающие типичным строением, чередуются с участками, имеющими строение, характерное для перекрытия со всеми вариантами (рис. 4). Интересно, что изменение анатомической структуры при приготовлении консекутивных срезов может наблюдаться в каждом срезе, т. е. в пределах толщины немногих слоев клеток. Более того, лист внешне чистого выщепенца на секториальном побеге обладает такой же миксохимерной структурой: среди тканей, типичных для выщепенца, встречаются ткани внутреннего компонента, часто между ними образуются клетки промежуточной формы.

Таким образом, если у вегетативного гибрида № 10 как гибридный сектор, так и сектор выщепенца сохраняют свое типичное строение, то у вегетативного гибрида № 1 такой устойчивостью обладает лишь гибридный сектор, а сектор выщепенца и даже целые листья его на секториальном побеге содержат определенное количество клеток внутреннего компонента. Это свидетельствует о том, что характер взаимодействия между отдельными партнерами у периклинальных химер зависит от их топографии и видовой принадлежности.

С т р о е н и е ч е р е ш к о в. По строению черешков исходные виды также легко отличаются между собой. У вегетативных гибридов черешки построены аналогично исходному виду, образующему вложение (рис. 5, *1* и *2*). Интересно отметить, что у мозаичных листьев не только форма и размеры, но и анатомическое строение черешка не имеют заметных отличий от черешка вегетативных гибридов. Более того, черешки листьев чистых выщепенцев на секториальных побегах вегетативного гибрида № 1 имеют строение, характерное для гибридных листьев. Черешки секториальных листьев отличаются асимметричностью формы, нарушением правильности в следовании проводящих пучков. Отдельные группы проводящей системы таких черешков, а также прилистники могут принадлежать разным компонентам (рис. 5, *3*).

На основании приведенных данных можно заключить, что освобождение наружного компонента при вегетативном расщеплении может происходить постепенно, с образованием промежуточных, миксохимерных структур. При периклинальном расположении взаимовлияние тканей химеросимбионтов является не столь сильным, как при секториальном их расположении, о чем свидетельствует сохранение тканями своей типичной структуры в первом случае и сильное их видоизменение во втором. Однако это видоизменение не является устойчивым и при дальнейшем превращении секториального побега в чистый выщепенец оно почти целиком исчезает, вследствие чего листья всех клонов выщепенцев по анатомической структуре заметно не отличаются от листьев исходных видов.

Л и т е р а т у р а

Б о г д а н о в П. Л. (1935). Химеры у тополей. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., 44. — Б о г д а н о в П. Л. (1946). Вегетативные гибриды тополей. ДАН СССР, 54, 4. — Б о г д а н о в П. Л. (1950). Вегетативная гибридизация тополей. Бот. журн., 1. — К р е н к е Н. П. (1947). Химеры растений. — G u t t e n b e r g H. (1960). Grundzüge der Histogenese höheren Pflanzen. I. Die Angiospermen. Handb. Pflanzenanatomie, VIII, 3.

Ленинградская лесотехническая академия им. С. М. Кирова.

(Получено 30 III 1962).

В. К. Богачев, Н. М. Беловашина, А. В. Дубровина и Г. А. Острякова

НЕКОТОРЫЕ НОВЫЕ ДЛЯ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДЫ РАСТЕНИЙ

При подготовке «Определителя растений Ярославской области» в 1956—1960 гг. коллективом кафедры ботаники Ярославского государственного педагогического института им. К. Д. Ушинского (ЯГПИ) было проведено обследование многих районов области, изучены гербарии кафедры ботаники (свыше 40 тысяч гербарных листов), Ярославского и Рыбинского краеведческих музеев, Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и гербарий Д. П. Сырейщикова при Московском университете им. М. В. Ломоносова.

Анализ фактического материала и литературных источников позволил выявить виды, которые до сих пор не были отмечены для территории Ярославской области. В это число включены также виды, которые упомянуты лишь в «Определителе высших растений европейской части СССР» С. С. Станкова и В. И. Талиева (1949), но без указаний на конкретные местонахождения.

В данной статье сообщается о 29 видах растений, обнаруженных в нашей области за последние годы. О некоторых из них были сделаны сообщения в «Ученых записках ЯГПИ» (Богачев и Шаханина, 1959; Богачев и др., 1959) и в «Трудах Дарвинского государственного заповедника» (Самсонова, 1959).

Гербарные листы всех указанных ниже видов находятся на кафедре ботаники ЯГПИ. Растения собраны в хорошем состоянии в фазе цветения.

В числе найденных нами видов имеются аборигены и заносные. Из аборигенов встречены следующие.[1]

Actaea erythrocarpa Fisch. В гербарии кафедры ботаники ЯГПИ обнаружены экземпляры, собранные в 1924 г. Л. Соколовой в смешанном лесу на берегу р. Обноры у с. Кодарово Любимского района. Есть основания предполагать, что в нашей области проходит юго-западная граница ареала данного вида.

Alchemilla breviloba Lindb. fil. найдена в 1945 г. О. Д. Шаханиной на лугу у дер. Пилатика Тутаевского района. Кроме того, в гербарии кафедры имеются экземпляры этого вида, собранные А. М. Дмитриевым.

Alchemilla heptagona Juz. собрана в 1958 г. А. Г. Скорняковой на лугу около с. Ильинского и дер. Иваново бывш. Ильинского района. В гербарии кафедры имеются также экземпляры этого вида из Тутаевского и Угличского районов.

Alchemilla stellaris Juz. обнаружена Скорняковой при разборе гербарного материала кафедры ботаники. Растения собраны на лугу и в мелколиственном лесу в значительном количестве в разных районах области.

Anemone altaica Fisch. найдена в 1960 г. Шаханиной и В. В. Гороховой на опушке мелколиственного леса около ст. Лом Большесельского района. Обильно цветущие растения встречены в виде куртинок среди зарослей *Anemone nemorosa* L. Есть основание предполагать, что в нашей области проходит западная граница ареала данного вида.

Avena cultiformis Malz. найден в 1959 г. Шаханиной и Гороховой в пойме р. Которосли в г. Ярославле и в 1960 г. Н. Л. Евтуховой на окраине города в поселке Творогово.

Geranium sanguineum L. найдена в 1959 г. Скорняковой в окрестностях Ярославля. По-видимому, по территории нашей области проходит северо-восточная граница ареала вида.

Lactuca muralis Fresen. найден в 1958 г. А. В. Дубровиной и Г. А. Остряковой в смешанном лесу у с. Ильинского. В том же году в кустарнике у дороги около г. Пошехонье-Володарска вид обнаружен вторично Шаханиной и Остряковой.

Polygonum neglectum Bess. обнаружен в 1958—1960 гг. Дубровиной во дворах и на улицах городов Ярославля и Пошехонье-Володарска, в ряде деревень Угличского и б. Ильинского районов и в д. Даниловке Гаврилов-Ямского района. Растения встречены вместе с *Polygonum aviculare* L., с которой они образуют резко выделяющиеся куртины. Интересно отметить, что *P. neglectum* Bess. западнее Ярославля встречается часто и обильно, восточнее же города — реже и в меньшем количестве.

Polygonum nodosum Pers. обнаружен в 1960 г. Дубровиной на пустыре у забора около мельницы № 6 в Ярославле и в пойме р. Туношенки, на берегу старицы у с. Туношна Ярославского района.

Potamogeton acutifolius Link найден в 1955 г. сотрудницей Дарвинского государственного заповедника Л. Н. Самсоновой у берега Рыбинского водохранилища около дер. Грязливец (хранится в гербарии этого заповедника).

Ranunculus trichophyllus Chaix ex Vill. найден в 1960 г. Остряковой, Шаханиной и Гороховой в быстром течении р. Шониш около д. Чуркино Ярославского района. Обнаружены куртины цветущих растений.

Senecio silvaticus L. встречен в 1960 г. Гороховой на разработанном торфяном болоте у пос. Ляпино близ Ярославля.

Trichophorum alpinum Pers. найден в 1955 г. Т. Н. Кутовой на торфяниках на территории южного мыса Рыбинского водохранилища.

Названные виды принадлежат к группе аборигенов, так как территория нашей области входит в пределы их основного ареала. Интересно, что некоторые из этих видов являются сравнительно нередкими для Ярославской области. Вызывает недоумение, почему до сих пор не были отмечены флористами *Polygonum nodosum* и *Ranunculus trichophyllus*. Пропуск исследователями видов *Alchemilla brevilcba*, *A. heptagona*, *A. stellaris* и *Polygonum neglectum* можно объяснить тем, что они сравнительно недавно выделены в самостоятельные из общего сборного вида и их география еще недостаточно изучена.

Остальные аборигены встречаются в нашей области единичными экземплярами и некоторые из них являются вообще очень редкими видами для территории европейской части СССР.

Из заносных видов встречены:

Agropyrum pectiniforme Roem. et Schult. найден в 1959 г. Шаханиной и Гороховой на дамбе около моста через р. Которосль в Ярославле. Растения образовали большую хорошо задерненную куртину.

Amaranthus albus L. найдена в 1960 г. Дубровиной на пустыре в местах сброса отходов производства мельницы № 6 в Ярославле. Растения расселились по всему пустырю.

---

[1] Названия видов даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» (Маевский, 1954).

Anthemis ruthenica M. B. встречена в 1958 г. Дубровиной на насыпи железной дороги около ст. Лютово Ярославского района.

Artemisia scoparia W. et K. найдена О. Д. Семеновой на берегу р. Волги у д. Рыбницы Некрасовского района, а также Шахановой и Гороховой на откосе дамбы Московского шоссе, и в пойме р. Которосли в Ярославле. Обнаружены растения однолетние и многолетние с одревесневшими стеблями.

Brassica rigida Koch собрана в 1928 г. Шахановой на огородах в с. Иловна Мологского района (теперь это дно Рыбинского водохранилища) и в 1956 г. ею же в окрестностях Ярославля.

Cardaria draba Desv. обнаружена в 1959 г. Шахановой и Гороховой на дамбе Московского шоссе в Ярославле. В указанном месте найдено много растений с цветками и плодами.

Galinsoga quadriradiata Ruiz обнаружена в 1959 г. Шахановой и Гороховой на овощном поле и в парниках колхоза «Звезда» в д. Кормилицыно Ярославского района.

Elsholtzia patrinii Garcke найдена в 1959 г. Шахановой и Гороховой на огороде в Ярославле в районе Тверицы.

Lepidium latifolium L. найден в 1955 г. Шахановой и Гороховой на песчаных почвах в Ярославле по насыпи железной дороги и в 1956 г. О. В. Бутовым около Туговой горы. Растения в указанных местах держатся не один год или достигали высоты до 1 м, цвели, но не плодоносили. Можно предполагать, что они размножаются вегетативными подземными органами, так как крупные экземпляры были окружены молодой порослью.

Mentha crispa L. найдена в 1958 г. Н. М. Белозановой на огороде в с. Поречье Ростовского района.

Myosotis collina Hoffm. найдена в 1957 г. Белозановой на склоне насыпи около ст. [illegible] Северной ж. д. и в 1958 г. ею же на берегу р. Согожи Пошехонского района.

Poa bulbosa L. обнаружен в 1958 г. В. К. Богачевым на сухих лугах около Борка — Дарвинского заповедника.

Salsola collina Pall. найдена в 1956—1960 гг. Шахановой и Гороховой на насыпи железной дороги около моста через Волгу и у Московского вокзала в Ярославле, а также в 1960 г. Дубровиной около г. Ростова. Растения цвели и плодоносили.

Sisymbrium wolgense M. B. встречен в 1958 г. Дубровиной [illegible] мельницы № 6 в Ярославле. Однолетние и многолетние растения встречены в большом количестве.

Vallisneria spiralis L. найдена в 1949 г. Богачевым в теплых [illegible] в окрестностях Ярославля. На данном месте растения живут уже больше 10 лет, хорошо размножаются, цветут.

Занесенные из ареалов преимущественно степные и полупустынные, с естественных ареалов [illegible] Ярославской области. По характеру ареала, местообитания и местонахождения их на территории нашей области можно сделать вывод не только об их [illegible], но и указать пути их проникновения. Так, с семенами [illegible] культурных растений могли быть занесены *Mentha crispa*, *Galinsoga quadriradiata*, *Elsholtzia patrinii*, *Sisymbrium wolgense*, *Amaranthus albus*; по железной дороге, по-видимому, попали *Myosotis collina*, *Lepidium latifolium*, *Artemisia scoparia*, *Salsola collina*; водными путями проникли *Agropyrum pectiniforme* и *Cardaria draba*; *Vallisneria spiralis* могла попасть из аквариума любителей или ее занесли перелетные птицы.

Некоторые виды этой группы растений, попав случайно на территорию нашей области, нашли здесь условия более или менее сходные с условиями их ареала и не только закрепились на новом месте, но даже расселяются, например *Artemisia scoparia*, *Cardaria draba*, *Sisymbrium wolgense*, *Amaranthus albus* и *Salsola collina*.

Публикуя материалы о новых для Ярославской области видах растений, мы рассчитываем на критические замечания и использование наших материалов при составлении флористических сводок и работ.

Литература

Аверкиев Д. С. (1958). Определитель растений Горьковской области. — Алехин В. В. (1925). Флора и растительность Московского края. — Бекаревич Н. (1883). Материалы по флоре Костромской губернии. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., XII, 3. — Богачев В. К. и О. Д. Шаханина. (1959). Эколого-географическая характеристика флоры Ярославской области. Уч. зап. Ярославск. гос. пед. инст., XXXII. — Богачев В. К., О. Д. Шаханина, В. В. Горохова и др. (1959). Флористическая характеристика Ярославской области. Уч. зап. Ярославск. гос. пед. инст., XXXII. — Варенцов Б. А. (1927). К материалам для флоры Переславского уезда Владимирской губ. — Гаркави Э. А. (1925а). Некоторые наблюдения над флорой окрестностей Ярославля. Тр. Ярославск. ест.-истор. общ., 4, 2. — Гаркави Э. А. (1925б). Предварительные обследования растительности берегов Волги в Ярославском уезде. Тр. II губерн. конф. по изуч. производит. силы Ярославск. губ. — Голенкин М. И. и А. Е. Жадовский. (1924). Растительность Центральнопромышленной области. Тр. Госплана, кн. 5. — Дмитриев А. М. (1889). Предварительный отчет об исследовании флоры Ярославской губернии. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 30, 1. — Дмитриев А. М. (1906). Некоторые новые и редкие для флоры Ярославской губернии растения. Изв. СПб. бот. сада, 6, 3. — Жадовский А. Е. (1914). Ботанические исследования Костромской губернии летом 1913 г. Тр. Костромск. научн. общ., 2. — Жадовский А. Е. (1922). Экологический спектр Костромской флоры. Тр. Костромск. научн. общ., 27. — Жуковский А. В. (1923). Обзор литературы и экологический спектр Ярославской флоры. Кн. 2. — Маевский П. Ф. (1954). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 8-е. — Масальский А. П. (1929). Новые и редко встречающиеся растения Ярославской губернии. Тр. Ярославск. гос. педаг. инст., 2, 2. — Невский М. Л. (1947). Флора Калининской области. I. — Невский М. Л. (1952). Флора Калининской области. II. — Перфильев И. А. (1934). Флора Северного края. I. — Перфильев И. А. (1936). Флора Северного края. II и III. — Петровский А. С. (1880). Флора Ярославской губернии. Тр. общ. для исслед. Ярославск. губ. в ест.-истор. отнош., 1. — Самсонова Л. Н. (1959). Флора цветковых и сосудистых растений Дарвиновского заповедника. Тр. Дарв. заповедн., V. — Смирнов В. Н. (1928). Заметки о некоторых новых и редких для Ярославской губернии растениях. Изв. Главн. бот. сада, 27, 2. — Смирнов П. А. (1940). Флора и растительность Центральнопромышленного района. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1949). Определитель высших растений европейской части СССР. — Сырейщиков Д. П. (1910). Иллюстрированная флора Московской губернии. I—IV. — Сырейщиков Д. П. (1927). Определитель растений Московской губернии. — Федченко Б. А. и Е. Г. Бобров. (1928). Новые материалы для флоры Ярославской губернии. Тр. Ярославск. ест.-истор. общ., 4, 2. — Флеров А. Ф. (1889). Растительные сообщества Переславского уезда Владимирской губернии. Матер. к познанию фауны и флоры России. Отд. бот. общ., 3. — Флеров А. Ф. (1902). Флора Владимирской губернии. Тр. общ. естествоиспыт. при Юрьевск. унив., X. — Флора Ленинградской области. (1957). I, II, III. — Флора Мурманской области. (1956, 1959). I—IV. — Флора СССР. (1934—1960). Т. I—25, 30. — Цингер В. Я. (1885). Сборник сведений о флоре средней России. — Шаханин Н. П. (1926). Растительность Ярославской губернии. В сб.: Природа Ярославск. края, 2. — Шаханин Н. П. (1944). Некоторые итоги изучения дикорастущей флоры Ярославской области. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., 2. — Шаханин Н. П. (1945). Ботанико-географическая характеристика Ярославской области. Уч. зап. Ярославск. пед. инст., 6 (16). — Шаханин Н. П. и О. Д. Шаханина. (1957). О лугах Тутаевского района Ярославской области. Уч. зап. Ярославск. гос. пед. инст., 31.

Ярославский государственный педагогический институт.

(Получено 10 V 1961).

Л. С. Подгорная

К ПОЗНАНИЮ ПРОТОКОККОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ ОЗЕРА ВРЕВО ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

В связи с тем большим значением, которое приобрели сейчас протококковые водоросли как объект массовых культур, а также достигнутыми успехами в технике культур и разнообразием задач в области их применения возникает необходимость в обстоятельном изучении состава и распространения протококковых водорослей в природе. Известно, что число видов этой систематической группы, введенных в массовую культуру, все еще крайне незначительно (в основном это штаммы нескольких видов *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus* и некоторые другие) и далеко не исчерпывает ее потенциальных возможностей. Предстоят еще большие поиски новых продуктивных штаммов как уже освоенных видов, так и новых, еще не испытанных в массовой культуре. Однако протококковые водоросли во флористическом и экологическом отношениях в СССР изучены еще очень слабо, что в значительной степени следует объяснять недостаточной разработанностью их систематики и трудностями определения.

Приступив к изучению флоры протококковых водорослей Ленинградской области, мы имели возможность принять участие в кадастровом обследовании озер Лужского района с рыбохозяйственной целью, проводившемся Всесоюзным научно-исследовательским институтом озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ). Нашей задачей было общее знакомство с макро- и микрофлорой оз. Врево и детальное изучение видового состава протококковых, имеющих, как известно, из всех водорослей наибольшее кормовое значение в пищевых цепях водных организмов. В связи с поставленной задачей нам пришлось ограничиться видовым анализом только протококковых водорослей (определение которых велось по справочникам, указанным в списке литературы), обработав остальные группы только до рода.

Литературных данных по альгофлоре оз. Врево нет. Во ВНИОРХе имеется только рукопись отчета «Результаты выборочного рыбохозяйственного обследования 24 озер Ленинградской области в 1959 г.», а также аналогичный отчет за 1961 г. в которых

учтены все сведения по оз. Врево, за исключением водорослей. Таким образом, наши данные по альгофлоре этого озера являются первыми.

Оз. Врево расположено на юге Ленинградской области в Лужском районе. Оно протянулось узкой полосой с севера на юг. Берега его песчаные, местами каменистые. Восточный берег озера слегка холмистый, необлесенный (пашня, селения, сады), западный — местами обрывистый, покрытый смешанным мелким лесом. Пониженные места заняты болотом. Береговая линия мало изрезана.

Озеро разделено плотиной на Верхнее и Нижнее Врево, соединенные протоком под мостом. Площадь Верхнего Врево 970 га, наибольшая глубина 42 м, средняя глубина 13.3 м. Площадь Нижнего Врево 1010 га, наибольшая глубина 20 м, средняя — 7.5 м.

С постройкой плотины уровень воды в оз. Верхнее Врево поднялся, в результате оказалась затопленной часть суши: свидетельством этого служит большое количество коряг, торчащих из воды. По западному берегу Верхнего Врево имеются три очень мелких залива, сплошь заросшие высшими водными растениями. Мощные заросли образует роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.), лютик жестколистный (*Ranunculus circinnatus* Sibth.) и кубышка желтая (*Nuphar luteum* [L.] Sm.). У берега в южной части оз. Верхнее Врево находятся небольшие заросли различных видов рдестов (*Potamogeton*), вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata* L.), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.), стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.) и камыша озерного (*Scirpus lacustris* L.). Местами вдоль западного берега в незначительном количестве встречается также тростник обыкновенный (*Phragmites communis* Trin.). Весь плёс озера, отличающийся достаточной глубиной, чист от высших растений. Таким образом, зарастаемость этого озера водной растительностью незначительная.

Оз. Нижнее Врево более заросшее. Уровень воды в нем выше; в результате подпора воды плотиной, созданной на реке Быстрице, вытекающей из озера, здесь сильно затоплена северная часть берега, еще сохраняющая большое количество коряг. Берега пологие с зарослями ольхи, рябины, березы, крушины. В северной части и по северо-западу озера тянется полоса камыша, горца и кубышки, около 50 м ширины, под водой местами заросли урути (*Myriophyllum spicatum* L.) и роголистника (*Ceratophyllum demersum*). В южной части плёса, ближе к плотине, расположены большие заросли стрелолиста, частухи, лютика и урути. Дно в обоих плёсах илистое, местами встречаются песчаные участки и серая глина.

Альгологический материал, собранный нами с обоих плёсов озера, состоял из проб планктона (13), выжимок (8), нитчаток (3), обрастаний (2) и ила (1), взятых 5—12 августа 1961 г. Планктон брался сетью Апштейна (газ № 75). Необходимо указать, что, помимо поверхностных проб для качественного сравнения планктона, были взяты станции с глубины всей водной толщи.

По оз. Верхнее Врево собрано 8 проб планктона из разных мест плёса. Поверхностная температура воды в местах сбора проб равнялась 19.6—19.8°, прозрачность воды местами была до дна. Основной фон планктона, взятого в открытой части плёса, был представлен диатомовыми, синезелеными, хризомонадами и пиррофитовыми водорослями. Здесь в массе встречались представители *Dinobryon*, *Ceratium*, *Melosira*, *Asterionella*, *Fragilaria*, *Tabellaria*, меньше было *Microcystis*, *Woronichinia*, единично встречались виды *Peridinium*, *Staurastrum*, *Cosmarium*. В комплексе с этими формами в довольно большом количестве обнаружены следующие протококковые водоросли: *Palmellocystis planktonica* Korsch., *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh., *P. duplex* Lagerh., *Coelastrum sphaericum* Näg., *Botryococcus braunii* Kütz., реже встречались *Kirchneriella lunaris* (Kirchn.) Moeb., *Crucigenia rectangularis* (A. Br.) Gay, *Oocystis marssonii* Lemm., *Pediastrum duplex* Meyen var. *cornutum* Racib.

В пробах планктона из прибрежной части озера основной фон составляли синезеленые водоросли из родов *Microcystis* и *Anabaena*, вместе с которыми в большом количестве находились также хризофитовые *Synura* и *Dinobryon*, реже десмидиевые *Cosmarium* и *Staurastrum*. Протококковые водоросли в прибрежном планктоне встречались в большом количестве; в основном это были *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. var. *boryanum* и *P. boryanum* (Turp.) Menegh. var. *longicorne* Reinsch (f. *granulata* Racib.), *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kütz. var. *bijugatus*, *S. quadricauda* (Turp.) Bréb. var. *abundans* Kirchn., *Sorastrum spinulosum* Näg., *Coelastrum reticulatum* (Dang.) Senn.

Особенно богатыми водорослями в качественном и количественном отношении оказались пробы выжимок из высших водных растений. В мелких заливах оз. Верхнее Врево, сплошь заросших роголистником, урутью и водным лютиком, со слоем воды над зарослями в 30—60 см, создаются весьма благоприятные условия для развития большого количества водорослей из различных групп. В таких хорошо прогреваемых участках с содержанием кислорода 9.92 мг/л при pH 8.6 и температуре воды 19° особенно много развивается протококковых водорослей. Здесь обнаружены: *Sorastrum spinulosum*, *Scenedesmus bijugatus* var. *bijugatus*, *Pediastrum tetras* (Ehr.) Ralfs, *Oocystis elliptica* West, *Crucigenia rectangularis*, *Coelastrum sphaericum*, *C. microporum* Näg., *Oocystis marssonii*. Единично были встречены также *Palmellocystis planktonica*, *Coelastrum reticulatum* (Dang.) Senn., *Oocystis novae-semliae* Wille f. *major* Wille. В массе развивались также представители и других групп, как например виды *Gomphosphaeria*, *Gomphonema*, *Eunotia*, *Cocconeis*, *Cosmarium*, *Closterium*, а также *Melosira*, *Asterionella*, *Fragilaria* и некоторые другие планктонные формы.

Зеленых нитчаток в озере было очень мало, в основном найдена *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. с очень сильным обрастанием, состоящим из *Cymbella*, *Gomphonema* и *Synedra*, наряду с которыми единично встречались *Characium obtusum* A. Br., *Ch. ornithocephalum* A. Br. var. *ornithocephalum* и *Ch. ornithocephalum* A. Br. var. *harpochytriiforme* Printz. Кроме того, в пробах нитчаток единично были обнаружены в вегетативном состоянии *Spirogyra*, *Zygnema*, *Mougeotia* и *Bulbochaete*.

Другой характер имели пробы из болотца на берегу оз. Верхнее Врево, образовавшегося от весеннего разлива озера. Пробы были взяты в июне. За короткий период существования этого мелкого водоема (в августе оно уже высохло), наряду с такими водорослями, как *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Cryptomonas*, *Euglena*, здесь преобладали протококковые: *Eremosphaera viridis* De Bary, *Nephrocytium obesum* West var. *symmetrica* Printz, *Oocystis crassa* Wittr. var. *marssonii* (Lemm.) Printz, *Scenedesmus bijugatus* (Turp.) Kütz. и *Trochiscia granulata* (Reinsch) Hansg. Все эти формы типичны для мелких болотистых водоемов.

В оз. Нижнее Врево в августе было взято 5 проб планктона с 3 станций. В зарослях камыша при глубине 2 м, прозрачности воды до дна, содержании кислорода 8.96 мг/л и температуре 19.8° планктон оказался значительно беднее как качественно, так и количественно, чем в открытой части плёса при глубине 11.8 м, где прозрачность была всего 3.6 м (температура у поверхности 19.4°, у дна 18.4°). Здесь основной фон альгофлоры оказался таким же, что и в Верхнем Врево, но в большем количестве были представлены синезеленые водоросли. Особенно обильно развивались виды *Aphanothece*, *Microcystis*, *Woronichinia* и *Coelosphaerium* (в то же время в Верхнем Врево преобладали диатомовые и пиррофитовые водоросли). По составу же протококковых водорослей и их экологической характеристике можно сказать, что оз. Нижнее Врево более загрязненное, чем Верхнее, так как наряду с типичными планктонными формами в открытом плёсе встречались водоросли, соответствующие заросшей части озера. В довольно большом количестве были встречены: *Nephrocytium agardhianum* Näg., *Elakatothrix* sp., *Scenedesmus bijugatus* var. *bijugatus*, *S. obliquus* (Turp.) Kütz var. *obliquus*, *Coelastrum microporum*, *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs var. *falcatus*.

В 4 пробах выжимок из урути и роголистника была обнаружена флора, сходная с таковой из выжимок тех же растений из оз. Верхнее Врево, но в значительно большем количестве. Особенно много было в этих пробах *Rivularia*, *Woronichinia*, *Gomphosphaeria*, *Aphanothece*, *Staurastrum*, *Cosmarium*. О большей загрязненности Нижнего Врево по сравнению с Верхним свидетельствует также массовое развитие в прибрежном иле *Euglena*, *Trachelomonas*, *Chlamydomonas*, *Closterium* и таких нитчаток, как *Zygnema*, *Spirogyra*, *Oedogonium*.

Наконец, для полноты характеристики следует отметить, что в обоих озерах было обнаружено всего 43 таксона протококковых водорослей; видовой состав их в основном сходен. В большинстве своем это планктонные формы, приуроченные как к открытой части плёса, так и к местам, заросшим высшими растениями. В открытой части обоих плёсов озер общими оказались 22 формы, из которых преобладали *Sphaerocystis schroeteri* Chod., *Crucigenia rectangularis*, *Tetraëdron minimum*, *Botryococcus braunii*, *Pediastrum boryanum*, var. *granulatum* (Kütz.) A. Br., *P. duplex* Meyen var. *reticulatum* Lagerh., *Kirchneriella lunaris*, *Coelastrum sphaericum* и *Palmellocystis planktonica*.

Наибольшие различия в видовом составе протококковых водорослей обнаружились в выжимках высших водных растений.

Беднее всего протококковые были представлены в обрастаниях. Здесь встречены всего 3 вида.

Итак, проведенный альгологический анализ показал преобладание синезеленых водорослей в планктоне Нижнего Врево, а также большое количество протококковых водорослей, характерных для его прибрежной части; это свидетельствует о большой его загрязненности по сравнению с Верхним Врево, где преобладают типичные планктонные формы.

По составу и интенсивности развития водорослей, как и по степени зарастания высшими водными растениями, оз. Верхнее Врево является более благоприятным для рыбохозяйственных целей водоемом, чем Нижнее Врево.

Литература

Коршиков О. А. (1953). Визначник прісноводних водоростей Української РСР. — Brunthaler I. (1915). *Protococcales*. In Pascher's: Die Süsswasser-Flora Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz. — Donaszy E. (1959). Das Leben des Szelider Sees. — Fott B. (1959). Algenkunde. — Fritsch F. E. (1948). The structure and reproduction of the Algae. 1. — Prescott G. (1931). Jowa Algae. Univ. of Jowa. Stud. in nat. histor, X111, 6.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 4 V 1962).

Л. С. Блюмина

МАТЕРИАЛЫ К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ УРАЛ В РАЙОНЕ ГОРОДА ОРЕНБУРГА

Литературные данные о фитопланктоне р. Урал в окрестностях Оренбурга весьма немногочисленны. С. Д. Муравейский (1923), изучавший зоопланктон р. Урал в районе Оренбурга, указывает на присутствие в планктоне спирогиры и некоторых не определенных им нитчатых водорослей, придающих воде зеленый оттенок. По его предположению спирогира держится всю зиму вплоть до вскрытия реки. В той же работе упоминается о нахождении весной в планктоне 4 видов диатомовых водорослей. Отдельные сведения о фитопланктоне в районе Оренбурга содержатся в работе А. Л. Бенинга (1938), посвященной гидробиологическому режиму р. Урал на участке Уральск—Гурьев. Автором были отобраны у Оренбурга в 1927 г. 5 проб планктона и в 1929 г. 3 пробы.

Названными двумя исследованиями и ограничиваются имеющиеся в литературе сведения о водорослях р. Урал в указанном районе.

Учитывая значение изучения биологии водоема для его санитарно-гигиенической характеристики и решения различных народно-хозяйственных задач, мы задались целью получить более полные систематические данные о фитопланктоне р. Урал в окрестностях Оренбурга. Результаты наших исследований и составляют предмет настоящего сообщения.

Методика работы

Исследования фитопланктона р. Урал проводились в районе водомерного поста, вблизи места забора воды городским водопроводом. Пробы брались в трех станциях у правого берега, левого берега и на середине реки.

Забор проб производился в течение двух лет, с апреля 1959 по октябрь 1960 г. Пробы брались с лодки планктонной сеткой Апштейна с газом № 77.

Сборы планктона производились подекадно. Всего было собрано и обработано 330 проб. Собранный материал фиксировался 2—3%-м раствором формалина. Часть проб не подвергалась фиксации и исследовалась под микроскопом в живом виде.

Из диатомовых водорослей удалялись органические вещества путем проваривания их в соляной и серной кислотах с последующим заключением панцирей в синтетическую среду с высоким коэффициентом преломления. Применявшаяся среда позволяла отчетливо различать мельчайшие детали структуры панцирей диатомовых

Для количественного учета водорослей в литровую бутыль собирался поверхностный планктон, фиксировался формалином и отстаивался в течение 2—3 недель. Затем с помощью сифона из бутылки удалялась значительная часть воды. Трубка сифона, вставленная в пробу, затягивалась ситом (газом планктонной сетки), чтобы вместе с водой не проходили организмы. Оставшееся небольшое количество воды с осадком на дне взбалтывалось, объем остатка измерялся, и далее подсчитывалось количество организмов с пересчетом на 1 литр.

Результаты исследований

По нашим наблюдениям, в фитопланктоне р. Урал в районе Оренбурга насчитывается 62 вида водорослей.

СПИСОК ВОДОРОСЛЕЙ, ОБНАРУЖЕННЫХ в р. УРАЛ В РАЙОНЕ ОРЕНБУРГА в 1959—1960 гг.[1]

CYANOPHYTA — СИНЕЗЕЛЕНЫЕ

1. *Merismopedia tenuissima* Lemm.
2. *Microcystis pulverea* f. *planctonica* (G. M. Smith) Elenk.
3. *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Elenk.
4. *Oscillatoria planctonica* Wolosz.
5. *Oscillatoria irrigua* (Kütz.) Gom.
6. *Gleocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb.
7. *Anabena* sp.

CHRYSOPHYTA — ЗОЛОТИСТЫЕ

1. *Dinobryon bavaricum* Imh.
2. *D. divergens* var. *angulatum* Imh.
3. *Dinobryon* sp.

CHLOROPHYTA — ЗЕЛЕНЫЕ

1. *Schizochlamys delicatula* West.
2. *Chlorella vulgaris* Beyer.
3. *Chlorococcum botrioides* Rabenh.

[1] Определение водорослей производилось в отделе споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР под руководством А. И. Прошкиной-Лавренко. Считаю своим приятным долгом выразить ей благодарность за оказанную помощь.

4. *Trochia aciculifera* (Lagerh.) Hansg.
5. *Tetraedron caudatum* var. *punctatum* Lagerh.
6. *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chodat
7. *S. bijugatus* (Turp.) Kütz.
8. *S. quadricauda* (Turp.) Bréb.
9. *S. quadricauda* var. *asymmetricus* Schroed.
10. *Ankistrodesmus pseudomirabilis* Korschik.
11. *A. minutissimus* Korschik.
12. *Tetrachlorella alternans* Korschik.
13. *Oocystis pseudocoronata* Korschik.
14. *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh.
15. *P. biradiatum* Meyen
16. *P. simplex* Meyen
17. *P. duplex* var. *cornutum* Racib.
18. *Dictyosphaerium pulchellum* Wood
19. *Kirchneriella obesa* (West.) Schmidle
20. *K. linaris* (Kirchn.) Moeb.
21. *Spirogyra* sp.
22. *Eudorina* sp.
23. *Chlamydomonas* sp.
24. *Cosmarium undulatum* Corda

BACILLARIOPHYTA — ДИАТОМОВЫЕ

1. *Melosira italica* (Ehr.) Kütz.
2. *Cyclotella meneghiniana* Kütz.
3. *Attheya zachariasii* Brun.
4. *Diatoma vulgare* Bory
5. *D. elongatum* (Lyngb.) Ag.
6. *Fragilaria* sp.
7. *Synedra ulna* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun.
8. *S. ulna* var. *oxyrhynchus* (Ehr.) Grun.
9. *S. acus* var. *angustissima* Grun.
10. *Asterionella formosa* Hass.
11. *Coconeis placentula* var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl.
12. *Navicula cincta* (Ehr.) Kütz.
13. *N. tuscula* var. *capitata* Cl.
14. *Amphora ovalis* Kütz.
15. *Amphora* sp.
16. *Cymbella helvetica* Kütz.
17. *C. turgida* (Greg.) Cl.
18. *Cymbella* sp.
19. *Nitzschia tryblionella* var. *levidensis* (W. Sm.) Grun.
20. *N. dubia* W. Sm.
21. *N. linearis* W. Sm.
22. *N. vivax* W. Sm.
23. *N. sigmoidea* (Ehr.) W. Sm.
24. *Nitzschia* sp.
25. *N. lorenziana* var. *incurva* Grun.
26. *Cymatopleura elliptica* (Bréb.) W. Sm.
27. *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh.
28. *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz.

Из этого списка видно, что фитопланктон р. Урал состоит главным образом из представителей синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей. Из обнаруженных 62 видов 11.3% относятся к синезеленым, 4.8% к золотистым, 38.7% к зеленым и 45.2% к диатомовым водорослям. Доминирующими по качественному разнообразию и количественному развитию являются диатомовые и зеленые водоросли. Наиболее характерными представителями фитопланктона в окрестностях Оренбурга являются следующие формы: *Asterionella formosa*, *Synedra ulna* var. *amphirhynchus*, *S. ulna* var. *oxyrhynchus*, *S. acus* var. *angustissima*, *Fragilaria* sp., *Diatoma elongatum*, *D. vulgare*, *Cymatopleura elliptica*, *Nitzschia linearis*, *Navicula* sp., *Scenedesmus bijugatus*. *S. acuminatus*, *S. quadricauda*, *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *Dinobryon* sp.

Из литературы известно, что в течение года планктон подвергается довольно резким изменениям как в качественном, так и в количественном отношениях. Наиболее интенсивное развитие происходит в теплое время года — в июне, июле и августе. В это же время наблюдается и наибольшее разнообразие видового состава, так что максимумы развития одновременно качественные и количественные. Нарастание количества планктона и качественного его разнообразия происходит довольно быстро в конце мая и до начала июня. Осенью наблюдается постепенное падение количества планктона и обеднение качественного его состава. Зимой же жизнь планктона почти полностью замирает.

Аналогичные закономерности наблюдаются в развитии планктона р. Урал. В течение большей части весны планктон состоит главным образом из диатомовых и синезеленых водорослей. Из других групп водорослей встречаются лишь протококковые. Так, в мае в планктоне встречаются *Asterionella formosa*, *Synedra ulna* var. *amphirhynchus*, *S. ulna* var. *oxyrhynchus*, *S. acus* var. *angustissima*, *Fragilaria* sp., *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea*. *Pediastrum boryanum*. *Scenedesmus bijugatus*. Основную массу из названных диатомовых водорослей составляют *Asterionella* и *Synedra*.

В июне наблюдается резкое увеличение количества планктона и происходит некоторое изменение его состава. Доминирующее положение по-прежнему занимает *Asterionella formosa*, появляются *Nitzschia linearis*, *Amphora ovalis*. *Diatoma elongatum*, *Cocconeis placentula* var. *intermedia*. Вспышку дают протококковые виды родов: *Scenedesmus* и *Pediastrum*. Встречаются *Dinobryon*, *Microcystis pulverea* f. *planctonica*. *Oscillatoria planctonica*.

Июльский планктон в качественном отношении сохраняет почти полное сходство с июньским. Господство по-прежнему принадлежит указанным диатомовым, главным образом *Asterionella formosa*, из протококковых водорослей встречаются в большом количестве *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Scenedesmus quadricauda*, *S. bijugatus*, *Dictiosphaerium pulchellum*.

Сходный характер имеет планктон и в августе, однако следует отметить некоторое его обеднение по сравнению с июльским. Во второй половине августа резко уменьшается количество *Asterionella formosa* и *Diatoma elongatum*. По-прежнему в довольно

большом количестве встречаются *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *Scenedesmus quadricauda*. В сентябре фитопланктон еще более беднеет в качественном отношении. Господствующее положение из диатомовых водорослей сохраняет *Asterionella formosa*, довольно часто встречаются виды *Synedra* и разнообразные протококковые.

Переходя к несколько более подробному анализу изменений в количественном составе фитопланктона р. Урал, следует отметить, что мы располагаем пробами, взятыми в июне, июле, августе и сентябре 1960 г. В июне количество организмов в литре достигало 2 623 600. Максимум главным образом обусловливали *Asterionella formosa*, *Fragilaria* и некоторые протококковые: *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Scenedesmus quadricauda*.

В июле фитопланктон р. Урал в количественном отношении беднеет. Количество индивидов в литре воды уменьшается до 680 000. *Asterionella formosa* встречается реже. Максимумы, имеющие место в это время, вызываются главным образом *Pediastrum boryanum*, *P. duplex*, *Dictiosphaerium pulchellum*, *Scenedesmus quadricauda*, *S. acuminatus* и *S. bijugatus*.

В августе и сентябре количество индивидов в 1 литре падало до 315 200. В это время доминируют *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Kirchneriella obesa*, *Microcystis*, *Cosmarium undulatum*, *Dinobryon*, *Nitzschia*, *Synedra*, *Spirogyra*.

Открытые водоемы подвергаются различного рода загрязнениям и могут служить путями распространения заболеваний.

Исследование фитопланктона р. Урал позволило нам с помощью биологического анализа получить данные, характеризующие ее санитарное состояние. При этом мы использовали шкалу Кольквитца и Марссона, дополненную Г. И. Долговым и Я. Я. Никитинским (1927) и другими.

Хотя полученные нами данные недостаточны для полной оценки санитарного состояния р. Урал в районе Оренбурга, однако они дают представление о степени загрязненности воды в этой реке.

В таблице приведен список некоторых показательных форм фитопланктона р. Урал у Оренбурга с указанием их сапробности и развития в течение лета и осени 1960 г.

Сезонное развитие фитопланктонных организмов — показателей загрязненности, обнаруженных в р. Урал у г. Оренбурга 1960 г.

	Сапробность	Месяцы			
		VI	VII	VIII	IX
1. *Microcystis aeruginosa*	O	2	—	—	—
2. *M. pulverea*	O-βm	1	2	3	3
3. *Pediastrum duplex*	O	3	3	3	3
4. *P. boryanum*	βm	3	3	3	3
5. *Scenedesmus acuminatus*	βm	1	2	3	—
6. *Sc. bijugatus*	O	1	1	—	—
7. *Sc. quadricauda*	βm	3	3	3	3
8. *Dictiosphaerium pulchellum*	βm	1	1	—	—
9. *Chlorella vulgaris*	αm	1	1	1	—
10. *Chlorococcum botrioides*	βm	1	2	3	—
11. *Diatoma vulgare*	βm	1	2	3	—
12. *D. elongatum*	O-βm	3	3	2	—
13. *Asterionella formosa*	O-βm	4	3	3	—
14. *Nitzschia linearis*	O	1	1	—	—
15. *N. sigmoidea*	O	1	1	—	—
16. *Melosira italica*	O-βm	1	—	—	1
17. *Cyclotella meneghiniana*	O	—	1	1	—
18. *Cymatopleura elliptica*	O	1	1	—	—

Примечание. αm — альфа-мезосапроб, βm — бета-мезосапроб, O — олигосапроб; обилие: 1 — единично, 2 — мало, 3 — довольно много, 4 — много.

Как видно из таблицы, в фитопланктоне р. Урал у Оренбурга полисапробы не обнаружены, из альфа-мезосапробов найден только один представитель, но бетамезосапробов насчитывается 10 видов. При этом количественно они преобладают круглогодично. Что касается олигосапробов (7 видов), то большинство из них встречаются единичными особями, и лишь *Pediastrum duplex* развивается в довольно большом количестве.

Все это позволяет считать, что р. Урал в черте Оренбурга имеет бета-мезосапробный характер.

Такой характер фитопланктона указывает на значительное загрязнение воды органическими веществами в исследованном участке р. Урала (район забора воды городским водопроводом). При этом, по-видимому, загрязнение является не случайным, а постоянным и устойчивым, оно увеличивается с июня к сентябрю, т. е. ко времени более низкого стояния воды. Параллельно замечается убыль олигосапробов.

Причинами загрязнения реки являются процессы гниения в самом водоеме, усиливающиеся поступлением в р. Урал загрязненных дождевых и талых вод, стекающих с улиц и дворов. Необходимо усилить санитарную охрану водоема и принять действенные меры к предупреждению его загрязнения.

Литература

Бенинг А. Л. (1938). Материалы по гидробиологии р. Урала. В сб. АН СССР «Большая Эмба», II. — Долгов Г. И. и Я. Я. Никитинский. (1927). Гидробиологические методы исследования. В кн.: Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. — Муравейский С. Д. (1923). Наблюдение над весенним планктоном реки Урала и его стариц. Русск. гидробиолог. журн., II, 1—2. — Хлопин Г. В. (1926). Методы санитарных исследований, I.

Оренбургский государственный медицинский институт.

(Получено 21 IV 1961).

В. Н. Виноградов

СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ В ЗАСУХУ НА НИЖНЕДНЕПРОВСКИХ ПЕСКАХ

Засуха часто наносит большой ущерб сельскохозяйственному и лесному производству на обширной территории сухой степи. Реакциям растений на засуху и разработке мер борьбы с ней посвящено много работ. Благодаря усилиям главным образом советских ученых довольно хорошо изучено влияние засухи на анатомо-морфологические особенности растений (Алексеев, 1948; Максимов, 1952; Сергеев, 1953, и др.) и на протекающие в них физиологические (Генкель, 1946; Алексеев, 1948; Максимов, 1952; Сабинин, 1955) и биохимические (Сисакян, 1950, и др.) процессы. Отражено в литературе также влияние засухи на лесные породы, произрастающие в защитных лесных полосах и в массивных насаждениях, в частности на сосну. Устойчивость и рост сосны в засушливые годы в Бузулукском бору изучали, например, А. П. Тольский (1911), А. И. Ахромейко (1950) и др. Настоящая статья посвящена изучению реакций сосны на засуху в специфических почвенно-климатических условиях Нижнеднепровских песков.

За последние 10 лет облесительных работ на Нижнеднепровских песках создано более 30 тысяч гектаров лесных культур. Основной породой здесь является сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.).

Приживаемость, сохранность и рост лесных культур определяются почвенно-гидрологическими условиями и прежде всего режимом влажности почвогрунтов, особенно метрового, наиболее активного, корнеобитаемого слоя. Почвенно-гидрологические условия Нижнеднепровских песков весьма тяжелые. Песчаные почвы доминирующей части лесокультурного фонда маломощные, состоят почти на 98% из кварца и содержат всего лишь 1—2% глины; вследствие этого они маловлагоемки, бедны влагой и питательными веществами. Недостаточное количество выпадающих осадков, крайне низкая влагоемкость почвогрунтов и сильные ветры, достигающие нередко скорости 20—25 м сек., затрудняют лесоразведение на этих песках.

Продолжительность бездождного периода здесь ежегодно, чаще во вторую половину вегетации, достигает 50 и более дней. Особенно продолжительная засуха в последние годы была в 1957 г., когда на протяжении почти 140 дней не выпадало полезных осадков (более 5 мм). Температура воздуха и почвы в это время была предельно высокой, а относительная влажность воздуха — чрезвычайно низкой, она достигала временами 10—15%.

В эту засуху наблюдались обезвоживание и укорачивание хвои, суховершинность и отпад сосенок, а в 1958 г. — резкое сокращение прироста по высоте и увеличение охвоенности. Проявление этих признаков зависело от условий местопроизрастания и агротехники закладки культур.

Так, например, в гнездовых культурах сосны 1952 г., созданных на слабозаросших холмистых песках с недоразвитыми дерново-степными почвами в 9 квартале Радянского лесничества Цюрупинского лесхоза, отпад сосенок в засуху 1957 г. наблюдался только в чрезмерно густых гнездах (с 20 растениями в гнезде). Суховершинность же увеличивалась с густотой стояния сосенок в гнездах. В гнездах с пятью сосенками она достигала 1.6%, с десятью — 5.9, с пятнадцатью — 5.3 и с двадцатью — 7.5%.

В культурах сосны 1954 г. на среднезаросших равнинноволнистых песках с маломощными дерново-степными почвами в урочище «Царино» Цюрупинского лесничества отпад сосенок в засуху составлял: в рядовых культурах 5.9% от общего количества высаженных растений, в звеньевых посадках 13.7, в гнездовых культурах с тремя сосенками в гнезде 14.0, с пятью сосенками 26.3 и с девятью — 36.6%.

Изучение динамики влажности почвогрунтов и транспирации аборигенных трав показало, что на среднезаросших песках значительное влияние на состояние культур оказало иссушение почвогрунтов в междурядьях культур травами. Причем наиболее интенсивна транспирация таких трав, как полынь Маршалла (*Artemisia marschalliana* Spreng), чабрец днепровский (*Thymus borysthenicus* Klok.), тонконог днепровский (*Koeleria borysthenica* Klok.) и овсяница Беккера (*Festuca beckeri* Hack.), протекает в июне и июле, что усугубляет влияние засухи на культуры. Поэтому особое значение в условиях Нижнеднепровских песков приобретает майский уход за культурами сосны. Более поздний уход ведет к снижению и без того скудных запасов продуктивной влаги в почвогрунтах, к ослаблению эффективности и последующих уходов и отрицательно сказывается на сохранности и росте культур сосны.

Засуха 1957 г. существенно повлияла на прирост сосны (по высоте) в 1958 г. за счет пластических веществ, накопленных в предыдущем году. Анализ роста сосны обыкновенной на 30 пробных площадях (заложенных бригадой научных сотрудников Нижнеднепровской научно-исследовательской станции облесения песков и виноградарства на песках), в культурах 1949—1956 гг., созданных разными способами на лесокультурных площадях различных типов, выявил определенную закономерность. Больше всего реагировали на засуху молодые культуры 5—6-летнего возраста. Культуры старшего возраста лучше перенесли засуху, что обусловлено более мощным развитием корневой системы сосенок и охватом ею значительных объемов почвогрунта.

Наиболее резкое падение прироста по высоте в 1958 г. по сравнению с приростом 1957 г. было в культурах сосны на лесокультурных площадях глубоководных типов, с бедными боровыми почвами, а наименьшее — на площадях с плодородными субборевыми и судубравными почвами. На свежих и влажных плоскоравнинных боровых песках прирост сосны обыкновенной по высоте в 1958 г. в доминирующей части культур был даже больше прироста 1957 г. Культуры на лесокультурной площади этого типа в близководных участках не испытывали угнетающего влияния засухи (табл. 1).

Из приведенных данных видно, что если на лесокультурных площадях II—VII типов прирост 1958 г. не достигал даже размеров прироста 1957 г., то на лесокультурной

ТАБЛИЦА 1

Отношение прироста сосны обыкновенной в 1958 г. к приросту 1957 г. в культурах 1949—1955 гг. на лесокультурных площадях различных типов[1]

№ типа лесокультурных площадей	Краткая характеристика типов лесокультурных площадей	Процентное отношение прироста (в см) по высоте 1958 г. к приросту 1957 г.	
		$M \pm m$	$P\%$
II	Бугристые слабозаросшие боровые глубоководные пески	49.6±2.3	4.6
III	Холмистые, разной степени зарастания пески с преобладанием слаборазвитых дерновых почв	54.8±2.0	3.7
IV	Равнинно-волнистые заросшие боровые пески	62.3±4.1	4.7
V	Равнинные слабоволнистые заросшие площади с супесчаными и глинисто-песчаными черноземными (судубравными) почвами	98.8±3.9	4.0
VI	Равнинные слабоволнистые заросшие суборевые пески	70.7±2.9	4.1
VII	Равнинные слабоволнистые заросшие боровые пески, относительно близководные	95.3±4.6	4.8
VIII	Плоскоравнинные заросшие близководные боровые пески	107.4±3.7	3.4

[1] Классификация типов лесокультурных площадей дана по М. М. Дрюченко, В. Н. Виноградову, В. А. Пономаренко (1956).

площади VIII типа с бедными боровыми, но влажными почвами он был несколько больше.

Интересно отметить, что падение прироста по высоте в 1958 г. у сосны обыкновенной в торфяно-гнездовых культурах после засухи 1957 г. было более резкое, чем в одновозрастных рядовых и гнездовых неудобренных культурах, растущих в сравнимых условиях. Так, в торфяно-гнездовой культуре 1958 г. на лесокультурной площади III типа процентное отношение прироста 1958 г. к приросту 1957 г. составляло всего лишь 23.7%, а в гнездовых неудобренных культурах того же типа — 47.3%. Подобное же соотношение приростов в таких культурах наблюдается и в других типах лесокультурных площадей.

В падении прироста 1958 г. проявляется зависимость от способов создания сосновых культур и густоты стояния растений в гнездах (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Текущий прирост в культуре обыкновенной сосны 1954 г., посаженной разными способами на равнинно-волнистых среднезаросших песках с неразвитыми дерновыми почвами

Способы посадки	Прирост в высоту (в см)			Процентное отношение прироста 1958 г. к приросту 1957 г.
	1956 г.	1957 г.	1958 г.	
Рядовая посадка	35.2±0.7	44.1±0.8	19.3±0.9	43.8
Звеньевая посадка	32.8±0.5	41.9±0.6	15.6±0.5	37.2
Гнездовая посадка, по 3 сеянца в гнездо	38.8±0.9	44.1±0.9	20.7±1.2	46.9
Гнездовая посадка, по 6 сеянцев в гнездо	38.3±0.7	43.5±0.7	18.6±1.0	42.8
Гнездовая посадка, по 9 сеянцев в гнездо	35.8±0.5	41.6±0.6	16.3±0.8	39.2

В данных этой таблицы особенно обращает на себя внимание падение прироста в гнездовой культуре с увеличением количества сеянцев в гнезде. Как уже отмечалось выше, такая же закономерность наблюдается в этой культуре и в отношении отпада и суховершинности сосенок в гнездах.

В лучших условиях местопроизрастания, с более влагоемкими почвами, культуры сосны лучше перенесли засуху. Так, например, культуры сосны обыкновенной и крымской на равнинно-бугристых глубоководных площадях с развитыми дерновыми глинисто-песчаными почвами (V тип лесокультурной площади — ЛКП) имели хорошее общее состояние и лучше сохранились, чем на холмистых современных боровых песках с дерновыми слаборазвитыми песчаными почвами (III тип ЛКП). Подтверждением этому являются и данные табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Приросты (по высоте) двух видов сосен в 1957 и 1958 гг. в культурах 1955 г., произрастающих на лесокультурных площадях (ЛКП) III и V типов

Элементы учета	Сосна обыкновенная		Сосна крымская	
	V тип	III тип	V тип	III тип
Общая высота 5-летних сосенок (в см)	130.0±2.96	111.6±1.98	70.9±2.89	52.5±1.40
Прирост 1957 г. (в см)	30.3±0.72	25.3±0.64	14.3±0.74	12.1±0.24
Прирост 1958 г. (в см)	31.0±0.90	11.3±0.53	17.6±0.69	5.4±0.29
Отношение прироста 1958 г. к приросту 1957 г. (в %)	102.3	44.6	123.0	44.6

Как видно из данных табл. 3, сосны обыкновенная и крымская на бедных почвах лесокультурной площади III типа в 1958 г. очень резко снизили прирост в высоту, тогда как на относительно богатых почвах лесокультурной площади V типа такой реакции не было.

То же самое наблюдалось и в отношении длины хвои в этих культурах (табл. 4). Но в отличие от прироста по высоте, длина хвои уменьшилась не на следующий год, а в год засухи.

ТАБЛИЦА 4

Влияние погодных условий различных лет на длину хвои

Элементы учета	Сосна обыкновенная		Сосна крымская	
	V тип	III тип	V тип	III тип
Длина хвои в 1957 г. (в мм) . .	54.5±1.00	37.7±0.71	94.9±1.41	49.2±0.45
Длина хвои в 1958 г. (в мм) . .	65.5±0.78	63.2±0.95	97.9±1.67	94.5±1.71
Отношение длины хвои в 1958 г. к ее длине в 1957 г. (в %) . .	120.1	167.7	103.2	192.1

В год засухи на лесокультурной площади III типа у сосны обыкновенной, и особенно крымской, хвоя укорачивалась больше, чем на лесокультурной площади V типа. В пределах одного и того же типа лесокультурной площади хвоя у крымской сосны почти в 1.5 раза длиннее, чем у сосны обыкновенной. По длине хвоя крымской сосны в засушливом 1957 г. в суровых условиях произрастания (III тип ЛКП) почти равна длине хвои сосны обыкновенной в лучших условиях произрастания (V тип ЛКП). Хвоя крымской сосны в более благоприятный по погодным условиям 1958 г. была почти в 1.5 раза длиннее хвои сосны обыкновенной.

Таким образом, укорачивание хвои у сосен обыкновенной и крымской не является результатом наследственной мелкохвойности, а происходит вследствие засухи и особенно недостатка влаги в почвогрунтах.

Охвоенность сосны обыкновенной и крымской (табл. 5) в этих культурах у побегов 1958 г. заметно выше, чем у побегов 1957 г., и особенно велика разница на лесокультурной площади III типа, отличающегося более суровыми условиями произрастания, чем на площади V типа.

ТАБЛИЦА 5

Влияние погодных условий различных лет на охвоенность двух видов сосны

Возраст хвои и побегов (год образования)	Охвоенность (количество пар хвоинок на 1 погонный сантиметр побега)			
	сосна обыкновенная		сосна крымская	
	V тип	III тип	V тип	III тип
Центральные побеги				
1957	6.6	7.5	8.1	10.3
1958	7.3	11.4	9.0	15.8
Боковые побеги				
1957	6.5	9.4	7.3	8.5
1958	7.4	11.9	8.6	12.4

Охвоенность крымской сосны более высокая, чем сосны обыкновенной.

Любопытным является и тот факт, что сырой вес хвои сосны на лесокультурной площади III типа при бо́льшей охвоенности побегов значительно меньше, чем на площади V типа.

Несмотря на засуху, прирост сосны в высоту на лесокультурных площадях разных типов возрастает более или менее плавно.

В табл. 6 показана динамика сезонного прироста в высоту в 1957 и 1958 гг. сосны обыкновенной в 22-летней культуре на бугристых песках (сухие условия произрастания) и в пониженнях (свежие условия) с дерновыми недоразвитыми почвами.

Как видно из приведенных данных, более плавный прирост был в 1957 г. Наибольшая энергия роста в 1957 и 1958 гг. как в сухих, так и свежих условиях произрастания наблюдалась во II и III декадах мая с кульминацией 24 мая. В этой культуре отношение прироста 1958 г. к приросту 1957 г. в сухих условиях произрастания составляло 44.9%, а в свежих — 61.6%.

ТАБЛИЦА 6

Сезонный прирост в высоту сосны обыкновенной (в см)

Дата наблюдения	1957 г.		1958 г.	
	сухие условия	свежие условия	сухие условия	свежие условия
27 IV	0.4	0.8	0.6	1.0
4 V	2.1	2.6	1.3	2.1
10 V	2.0	3.1	0.7	0.7
17 V	4.2	4.9	2.0	3.1
24 V	6.8	6.5	2.4	3.2
31 V	2.2	1.1	1.2	1.5
7 VI	0.8	0.4	0.1	0.3
14 VI	0.2	0.2	0.0	0.2
23 VI	0.0	0.1	0.0	0.0
30 VI	0.0	0.1	0.0	0.0
5 VII	0.0	0.0	0.0	0.0
Прирост за сезон	18.7	19.8	8.3	12.1

Приведенные данные, а также результаты изучения корневой системы сосны, динамики влажности хвои и побегов сосны и влажности почвогрунтов под ее культурами в различных типах лесокультурных площадей дают основание для следующего вывода. Снижение прироста сосны по высоте в следующий после засухи год в значительной мере обусловлено летним вынужденным корнепадом.

В песчаных почвогрунтах, в которых практически отсутствует горизонтальное передвижение влаги, верхние горизонты почвы в продолжительные бездождные периоды пересыхают. Возгонка парообразной влаги из песчаной подпочвы под влиянием колебаний суточной температуры в периоды засухи не имеет большого значения в жизни растений, так как в это время суточная амплитуда колебаний температуры воздуха и почвы невелика. Поэтому вокруг корней сосны образуются микрозоны иссушения. Поначалу корни ее преодолевают, а затем остаются взвешенными в сухом песке. Ростовые окончания их и сосущие корешки, как показали наблюдения, отмирают, и в растении теплится жизнь лишь за счет подачи воды глубинными корнями. В это время идет и процесс иссушения нижних, подпочвенных слоев, где запасы доступной для растений влаги также иссякают. В иссушенных слоях глубинные корни теряют ростовые окончания и сосущие корешки.

По мере выпадения осадков и промачивания верхних горизонтов почвогрунта отрастают ростовые окончания и сосущие корешки, восстанавливающие в какой-то мере жизнедеятельность растений. При отсутствии осадков, к концу периода засухи, а на участках, заросших аборигенной травянистой растительностью, даже в середине засухи, культивируемые растения начинают увядать и отмирать. Основной причиной этого является полная потеря ростовых окончаний и сосущих корешков. Сохранившиеся растения после дождей обновляют сосущие корешки и ростовые окончания — к концу лета в верхних горизонтах почвогрунта, а осенью — в нижних. Смена активной части корневой системы заметно влияет на водоснабжение растений.

Резкое изменение водоснабжения сосны отрицательно влияет на ход всех физиологических процессов, и прежде всего и больше всего на водный режим. Как показали наблюдения 1957 и 1958 гг., недостаточное водоснабжение сосны ведет к обезвоживанию ее побегов и хвои. Последнее обусловливает изменение направленности действия ферментов (Спсакян, 1940), задержку синтетических процессов, снижение роста, падение фотосинтеза и накопление ассимилятов в хвое, так как крайне мизерные количества продуктов фотосинтеза потребляются медленнее, чем вырабатываются (Генкель, 1946; Алексеев, 1948; Максимов, 1952).

Таким образом, существенное значение в приросте надземной части сосны играет летний вынужденный корнепад. В год засухи сосна формирует вполне нормальный по высоте прирост, образование которого заканчивается в большинстве случаев к наступлению засухи. Поэтому сосна успевает реализовать пластические вещества, накопленные в предыдущем, благоприятном по осадкам году. В год засухи она тратит пластические вещества текущего года на восстановление корневой системы — сосущих корешков и ростовых окончаний, потерянных в пересыхавших почвогрунтах. Поэтому к вегетации будущего года сосна обладает крайне ограниченным запасом пластических веществ, которые могут быть использованы на образование надземной массы и, в частности, на прирост по высоте.

Поэтому в засушливых условиях песков и песчаных почв основные агротехнические приемы (подготовка почвы и уход за нею) должны быть направлены на сохранение

влаги в почвогрунтах в обычные по осадкам и особенно в засушливые годы. Таким приемом, как показали исследования Нижнеднепровской научно-исследовательской станции, является глубокое безотвальное рыхление почвы, обеспечивающее хорошее приживление, сохранение и отличный рост сосны.

Литература

Алексеев А. М. (1948). Водный режим растения и влияние на него засухи. — Ахромейко А. И. (1950). Бузулукский бор. III. Физиологическое обоснование разведения сосны в степях. — Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 5, 1. — Дрюченко М. М., В. И. Виноградов, В. А. Пономаренко. (1956). Принципы и способы облесения Нижнеднепровских песков. — Максимов Н. А. (1952). Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. 1. — Сабинин Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений. — Сергеев Л. И. (1953). Выносливость растений. — Сисакян Н. М. (1940). Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. — Тольский А. П. (1911). К вопросу о влиянии леса на влажность почвы в Бузулукском бору. Тр. по лесн. опытн. делу в России, XXXIII.

Нижнеднепровская научно-исследовательская станция облесения песков и виноградарства на песках, г. Цюрупинск.

(Получено 28 V 1961).

А. Ф. Иванов и А. А. Вакулин

ОСНОВНЫЕ ПЕСКОУКРЕПИТЕЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ ПУСТЫНИ И ПОЛУПУСТЫНИ ВНУТРЕННЕЙ МОНГОЛИИ (КИТАЙСКАЯ НАРОДНАЯ РЕСПУБЛИКА)

В Советском Союзе имеются многие миллионы гектаров песков, которые относятся к категории так называемых бросовых земель. Между тем опыт передовых хозяйств показывает, что при правильном комплексном сельскохозяйственном освоении песчаных территорий на них можно выращивать высокие урожаи ряда культур и использовать их под пастбища. Непременным условием для этого является их облесение.

Можно ожидать, что интродукция растений-песколюбов, произрастающих за рубежом в условиях, близких к условиям наших песчаных массивов, позволит расширить ассортимент травянистых и древесных растений, применяемых при закреплении и облесении песков. В этом отношении несомненный интерес представляет ряд видов, произрастающих на песках Внутренней Монголии и Северо-Запада Китая. Ниже приводим краткое описание свойств основных пескоукрепительных видов, заслуживающих всестороннего изучения.

Материалами для этой статьи послужили личные наблюдения и данные опытных станций Внутренней Монголии, научным руководителем которых длительное время работал один из авторов (А. Ф. Иванов).

Hedysarum scoparium Fisch. et Mey. — копеечник веничный

Это типичный ксерофитный полукустарник из сем. бобовых, распространенный на подвижных песках пустыни, пустынной и сухой степи. На полуподвижных песках встречается совместно с *Calligonum mongolicum* Turcz. (джузгуном монгольским) и *Artemisia sphaerocephala* Krasch. (полынью круглоголовой).

ТАБЛИЦА 1

Влияние *Hedysarum scoparium* и *Artemisia sphaerocephala* на ветровую эрозию

Вид	Покрытие почвы (в %)	Площадь, затронутая эрозией (в %)	Глубина выдувания (в см)
H. scoparium	25	12	5.0
A. sphaerocephala .	25	22	6.8

Бобы копеечника перетянутые, при созревании распадаются на отдельные дольки и далеко разносятся ветром, а при благоприятных условиях дают хорошие всходы.

Корневая система в основном поверхностная, достигающая в диаметре 10 м и более. Стержневой корень достигает длины от 20 до 60 см. В 1957 г., когда с апреля по август выпало всего лишь только 67.6 мм, многие растения погибли, а *Hedysarum scoparium* нормально развивался и имел среднюю высоту около 46 см. Растения этого вида отмирают только при влажности почвы ниже 0.5%, однако при заносе песком они резко ослабляют свой рост. Поэтому *H. scoparium* в основном распространен на склонах или на вершинах дюн и песчаных холмов. Растения этого вида оказывают неплохое влияние на ветровую эрозию (табл. 1).

Таким образом, при одинаковом покрытии почвы *H. scoparium* лучше защищает почву от выдувания, чем *A. sphaerocephala*.

Посадка копеечника производится осенью отрезками корней длиной 30—40 см.

Опыты последних лет показывают, что хорошая приживаемость *H. scoparium* получается при посеве семенами, которые дружно прорастают после выпадения дождей, а развитие корневой системы всходов идет быстрее, чем увеличение сухого слоя песков (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Соотношение между развитием корневой системы всходов *Hedysarum scoparium* и изменением мощности сухого слоя песков

	Число дней после появления всходов			
	[illegible]	10	15	20
Глубина корневой системы (в см) . .	4.0	7.0	11.0	12.0
Мощность сухого слоя песков (в см)	3.0	5.2	6.0	6.9

Hedysarum mongolicum Turcz. — копеечник монгольский

Этот полукустарник приурочен к подвижным и неподвижным пескам пустынной и сухой степи. Высота его в среднем составляет 100—150 см. Растения дают много семян, всхожесть которых доходит до 58%. Семена начинают прорастать через 34 часа после посева.

Начиная со 2-го года растения необходимо скашивать, так как отмирающие побеги мешают росту новых. Помимо того что это растение является хорошим закрепителем песков, оно считается в Китае ценным кормовым растением.

Haloxylon ammodendron (C. A. M.) Bge. — саксаул зайсанский

Кустарник или небольшое дерево высотой 2—3 м, реже 5 м. Встречается в пустынной и пустынно-степной зонах. Обладает высокой засухоустойчивостью и солеустойчивостью. Растет в пустыне на почвах с содержанием солей до 4—6%.

Свежеубранные семена обладают высокой всхожестью и не требуют прохождения периода покоя. В дождливую погоду посев саксаула лучше проводить с самолета. В междюнных котловинах саксаул растет лучше, чем *Caragana korshinskii* Kom. и *Elaeagnus angustifolia* L. (лох узколистный), а на дюнах дает хорошие результаты при применении механической защиты.

Caragana korshinskii Kom. — карагана Коржинского

Многолетний кустарник из сем. бобовых, до 1.5—2 м высотой. Карагана Коржинского распространена в пустыне и пустынной степи на подвижных, а чаще на неподвижных песках. Дает много семян с абсолютным весом 30.5 г и всхожестью 80%. Всходы появляются на 6-й день. Растения живут в среднем до 10 лет.

Для повышения запаса кормов и улучшения поедаемости необходимо практиковать ежегодное подкашивание, которое усиливает рост однолетних побегов караганы.

Salix flavida Chang. et Skv. — ива желтая

Это одно из лучших пескоукрепительных растений. Средняя приживаемость на подвижных песках доходит до 80%. Корневая система сильно развита. Стержневой корень достигает длины 3.5 м, а придаточные — до 20 м. Растет ива довольно интенсивно. Так, растения первого года могут достигать высоты 1.5—2.5 м. При этом засыпание песком не отражается вредно на росте, а наоборот, ускоряет развитие ивы (табл. 3).

S. flavida хотя и довольно сильно реагирует на выдувание, тем не менее и в этих условиях дает сравнительно неплохой прирост (табл. 4).

Закрепление песков проводится ленточным способом с 2—4 рядами в ленте, с расстоянием между рядами 1.5—3 м и между растениями в ряду 30—50 см.

ТАБЛИЦА 3

Влияние заноса песком растений *Salix flavida* на их рост

Глубина заноса песком (в см)	Прирост текущего года (в см)	
	максимальный	средний
0	79	60.2
5	101	66.9
20	146	87.5
25	170	104.0
47	185	145.2

ТАБЛИЦА 4

Влияние выдувания на рост *Salix flavida*

Глубина ветровой эрозии (в см)	Прирост текущего года (в см)	
	максимальный	средний
До 1	80	53.9
1—3	132	102.4
5	98	81.0
15	78	46.0
20	30	26.3

Наилучшую приживаемость *S. flavida* дает при посадке черенками (табл. 5). При этом и стоимость выращивания значительно ниже, чем при других способах.

В зависимости от лесорастительных условий длина черенков берется от 40 до 60 см. Выяснено, что лучшим периодом посадки черенков является осень, однако и ранневесенняя посадка обеспечивает высокую приживаемость (до 85%). Летняя посадка дает лишь 27% приживаемости. Как правило, в Китае на 2—3-й год проводится посадка *S. flavida* «на пень».

ТАБЛИЦА 5

Приживаемость *Salix flavida* при выращивании различными способами

Вид посадочного материала	Приживаемость (в %)
Зеленые черенки	92.8
Саженцы	71.4
Сеянцы	67.9

Salix mongolica Sinzev. — ива монгольская

Многолетний кустарник пустынной степи, приурочен к котловинам между дюнами с высоким уровнем грунтовых вод. Встречается также и на подвижных дюнах. Годичный прирост доходит до 100 см. Семена созревают в середине мая. Если семена сразу же после сбора посеять и обеспечить поливом, то они быстро прорастают. Размножение можно проводить и черенками.

Растения эти — хороший закрепитель песков, но их можно использовать и как топливо, корм и для плетения корзин.

Salix cheilophila Schneid. — ива красная

Это многолетний кустарник пустынной степи. Встречается в оазисах и в пониженных местоположениях. Произрастает также на неподвижных и подвижных песках, но здесь ее значительно меньше. На 4-й год достигает высоты 1.5 м. Для увеличения кустистости ее надо через 2—3 года сажать «на пень». Засухоустойчивость по сравнению с *Salix mongolica* значительно ниже.

В зимний период служит хорошим кормом для скота. Как закрепитель песков имеет важное значение. Население использует прутья для изготовления плетеных изделий (корзин, плетней и т. д.).

Populus diversifolia Schrenk — тополь разнолистный

Произрастает на песках пустынной степи с глубиной грунтовых вод в 1—3 м и по берегам рек. Хорошо выносит засыпание песком. Так, при заносе на 1/3 или на 1/2 высоты способен к отрастанию. Размножается в природе семенами и корневищами.

Tamarix ramosissima Ldb. — гребенщик многоветвистый

Этот вид тамарикса обладает высокой засухоустойчивостью и солеустойчивостью и ценится как закрепитель песков пустыни и полупустыни.

Atraphaxis frutescens (L.) Ewersm. — курчавка кустарная

Многолетний кустарник, хорошо закрепляющий пески, растет в диком виде на неподвижных и полуподвижных дюнах пустынной степи. Дает много семян со всхожестью 50%. После посева семена прорастают через 20 дней. Можно размножать также черенками. Используется и как кормовое растение.

Artemisia halodendron Turcz. — один из видов полыни песчаной

Раскидисто-ветвистый полукустарник, хорошо закрывает поверхность песков, ограничивая их передвижение. Это одно из лучших пескоукрепительных растений степной зоны. Плоды при созревании не опадают, поэтому в зимнее время их можно собирать. Имеет хорошо развитую корневую систему — стержневой корень достигает длины 1.5 м, а горизонтальные корни — до 2.5 м.

Этот вид полыни обладает ценным свойством — при заносе песком мощностью до 30 см у него улучшается рост и возрастает кустистость (табл. 6). Однако выдувание песка оказывает неблагоприятное влияние на его рост.

ТАБЛИЦА 6

Влияние покрытия песком различной толщины на рост *Artemisia halodendron*

Мощность покрытия (в см)	Высота (в см)			Число ответвлений		
	максимальная	минимальная	средняя	максимальное	минимальное	среднее
Около 30 . . .	80	48	73.2	37	11	18
Менее 5 . . .	30	13	22.2	9	2	5

Можно размножать семенами, сеянцами и зелеными черенками. Приживаемость у сеянцев достигает более 80%, а при размножении черенками 80—90%. Посев семян проводится с использованием механической защиты (ленточная или полузакрытая клеточная). На 1 га высевается 3—4 кг семян. Через 10 дней после всходов длина стержневого корня достигает 4.5 см, а толщина сухого слоя песка 5.2 см, через 20 дней корень имеет длину 5 см, а песок иссушается до глубины 9 см. Поэтому, если не выпадают дожди, всходы отмирают. Черенки лучше высаживать осенью.

Опытной станцией Чжан-гу-тай разработан способ выращивания сосны на песках. Для этого в первые 3—4 года выращивается живая защита из *Artemisia halodendron* и *Salix flavida*, а затем высаживается сосна. Можно также перед посадкой сосны для закрепления песков вводить карагану Коржинского, которая, кроме того, способствует мелиорации песков.

Artemisia sphaerocephala Krasch. — полынь круглоголовая

Это многолетний полукустарник — пионер подвижных песков, приуроченный к вершинам дюн пустыни и пустынной степи. На задернелых и полузадернелых песках встречается реже. Живет 6 и более лет, достигая высоты 1 м и хорошо закрепляет пески.

Корневая система в основном поверхностная. Тем не менее этот вид полыни весьма засухоустойчив и вынослив к заносу песком. В 1957-м сильно засушливом году (85.7 мм осадков) приживаемость ее сеянцев достигала 17% при высоте 21 см, в то время как приживаемость *Haloxylon ammodendron* и *Hedysarum scoparium* была ниже 10%. Посадки того же года *Tamarix ramosissima* и *Salix flavida* почти полностью погибли. В обычные годы приживаемость сеянцев *Artemisia sphaerocephala* достигает 70—80%. Отмирает полынь лишь при влажности песка ниже 0.45%.

Являясь засухоустойчивым растением, этот вид полыни отличается значительно более высокой транспирацией, чем другие олиготрофы. Так, китайскими физиологами выяснено, что абсолютная максимальная транспирация достигает 1393.8 г/м² час.

Всхожесть семян достигает 81%. Семена прорастают через 96 часов. Посев проводится с использованием механической защиты. Наиболее желательным является разбросной способ посева. Семена заделываются не глубже 3 см.

Artemisia ordosica Krasch. — полынь ордосская

Засухоустойчивый полукустарник, произрастающий главным образом на задернелых и полузадернелых песках пустынной степи и пустыни. На подвижных песках в естественном виде не встречается. Живет значительно дольше, чем *Artemisia sphaerocephala* — до 14 лет, достигая высоты 1 м при окружности 2 м.

Семена после созревания опадают не сразу. Поэтому их легко собирать, но урожай невысоки. Всхожесть семян равна 70%. После посева семена прорастают через 70—120 часов. Высевать их необходимо ранней весной, тогда к концу вегетации растения достигают высоты в среднем 65 см. При посеве же в июле высота растений дости-

гает не более 18 см. Ввиду того, что семена мелкие, посев необходимо проводить в смеси с песком в соотношении 3—2 : 1.

Приживаемость, рост, развитие и устойчивость против ветровой эрозии слабее, чем у *A. sphaerocephala*.

Отмечено, что подрезание надземной части улучшает развитие полыни по сравнению с контрольными экземплярами в два раза.

Результаты работ опытных станций показывают, что на подвижных песках посев этого вида полыни не дает хороших результатов. Посев здесь возможен при создании механической защиты. Перспективен смешанный посев с *A. sphaerocephala*. По мере закрепления песков последняя выпадает, заменяясь более долгорастущей *A. ordosica*.

Для улучшения кормовых качеств травостоя полыней надо ежегодно или через год производить их скашивание.

Agriophyllum arenarium M. B. — кумарчик песчаный

Это однолетнее травянистое растение пустынной степи и пустыни, встречающееся на подвижных дюнах или между ними и формирующее чистые ассоциации.

Высота растения 20—50 см, окружность 40—60 см. В конце октября растение погибает, но дает много семян со всхожестью до 90% и более. На песчаных массивах при отсутствии сорняков достигает высоты 75 см и окружности в среднем 78 см. Урожай с 1 му составляет примерно 100 цзиней (7.5 ц/га).

Растения охотно поедаются всеми видами скота. Семена кумарчика используются как концентрированный корм для скота, а также употребляются в пищу местным населением.

Заслуживают также внимания следующие пескоукрепительные растения: *Caragana microphylla* (Pall.) Lam. (карагана мелколистная), *Psammochloa villosa* (Trin.) Bor. (песчаница волосистая), *Phragmites communis* Trin. (тростник обыкновенный), *Ephedra przewalskii* Stapf. (хвойник Пржевальского) и др.

Волгоградский
сельскохозяйственный институт.

(Получено 15 VIII 1961).

П. В. Козловская

НЕКОТОРЫЕ ЗАНОСНЫЕ РАСТЕНИЯ БЕЛОРУССИИ

С 1 картой

Во флоре Белорусской ССР имеется ряд заносных растений. Часть из них отмечена лишь в единичных местообитаниях и наличие их дальнейшими сборами не было подтверждено. Такими случайными заносными растениями считаются следующие: *Silene wolgensis* Bess., *Melandrium viscosum* Cav., *Nigella arvensis* L., *N. sativa* L., *Malva mohilevensis* Down., *Scherardia arvensis* L., *Centaurea solstitialis* L. и др.

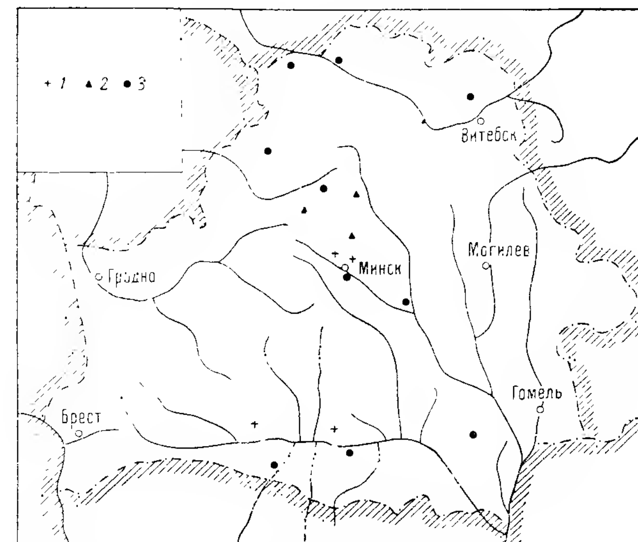
Относительно распространения резеды желтой, губастика крапчатого и видов галинзоги имеются более подробные сведения, которые здесь излагаются.

Reseda lutea L. — резеда желтая растет на сухих местах по дорогам и железнодорожным насыпям. Собиралась в окрестностях Минска (в Ботаническом саду в 1947 и 1955 гг. и близ ж.-д. ст. Ждановичи в 1927 г.); найдена также в Полесье — по железнодорожной насыпи близ г. Житковичи (в 1948 г.) и вдоль проселочной дороги у г. Лунинец (1950 г.). Встречается редко: произрастает в наших условиях как двулетнее, иногда многолетнее растение; цветет в июне—августе, плодоносит с конца июля.

Mimulus guttatus DC. — губастик крапчатый не был обнаружен на территории Белоруссии долгое время и потому не вошел в IV том «Флоры БССР», содержащий описание сем. *Scrophulariaceae*. Во «Флоре СССР» он также не указан для нашего района. Впервые *M. guttatus* был собран в 1954 г. у р. Илии в 50 км к северо-северо-западу от г. Минска, в местечке Вязынь. В 1960 г. губастик был дважды найден в пределах Минской возвышенности. Одно из местонахождений — левый берег р. Гайны у Логойска, где это растение образует пышные заросли на заболоченном береговом склоне, поросшем черной ольхой, вместе с осоками (*Carex inflata* Huds., *C. appropinquata* Schum.), кипреями (*Epilobium palustre* и *E. parviflorum* Schreb.), мятой (*Mentha longifolia* [L.] Huds.), норичником (*Scrophularia alata* Gilib.) и другими представителями высокотравья. Третье местонахождение *M. guttatus* — сырые заросли кустарников на окраине пос. Бегомль. Интересно отметить, что все три пункта располагаются треугольником по окраинам северной половины Минской возвышенности, сравнительно недалеко друг от друга.

Губастик цветет в июне-июле, плодоносит в августе. Завезен в Европу из Северной Америки и из Чили, как декоративное растение, легко дичающее, особенно в прибрежных странах. В начале прошлого века он появился в Шотландии и Англии, в середине века — в Германии. Указан для соседней с БССР Польши как редкое заносное растение, а также для некоторых пунктов Литовской ССР (Спаркис, 1954).

Galinsoga parviflora Cav. — галинзога мелкоцветная встречается по всей республике, распространяясь с каждым годом все дальше к востоку. Растет по огородам, мусорным местам, у строений, по песчаным береговым обрывам. В Минске встречается на немощеных улицах, близ водоразборных колонок и даже под водосточными трубами. Отмечена у оз. Лосвида к северу от Витебска (1927 г.), в Полесье близ Турова (1929 г.), в б. Вяловском государственном заповеднике к северо-западу от Минска (1946 г.), в Василевичах (1949 г.), в Давид-Городокском районе (1954 г.), по обрывам берега р. Свислочи у впадения ее в Березину (1956 г.), в г. Браславе (1956 г.) и в г. Дриссе на берегах Западной Двины (1957 г.). Из этих мест имеются гербарные экземпляры, но распространение галинзоги мелкоцветковой в БССР, конечно, не ограничивается перечисленными пунктами. Можно считать, что она распространена теперь по всей республике. Интересно сопоставить с этими сведениями данные И. К. Пачоского (1900), который указывает галинзогу лишь для Минска и Новогрудка.



Местонахождения в Белоруссии трех заносных видов растений.

1 — Reseda lutea; 2 — Mimulus guttatus; 3 — Galinsoga parviflora.

Другой вид галинзоги — *G. quadriradiata* Ruitz et Pav. (*G. hispida* Benth.) — галинзога четырехлучевая встречается у нас значительно реже и в гербарии представлена пока двумя экземплярами, собранными в Минске на сорном месте близ зданий Академии наук. Морфологические отличия этого вида от предыдущего невелики и сводятся к оттопыренному опушению в верхней части стебля и к цельным прицветникам на цветоложе (у *G. parviflora* прицветники трехраздельные, стебель голый или с редкими прижатыми волосками).

По указанию К. Ю. Эйхвальда (1953), *G. quadriradiata* занесена в Эстонию позже, чем *G. parviflora*, и стала весьма распространенным сорняком на огородах; возможно массовое ее размножение в овощных культурах. Галинзога мелкоцветковая в Эстонии встречается изредка и почти не распространяется.

В наших условиях соотношение этих двух видов противоположное. Причиной этому служат, вероятно, более континентальные климатические условия, чем в Прибалтике, не способствующие широкому распространению влаго- и теплолюбивой галинзоги четырехлучевой.

Всходы галинзоги четырехлучевой появляются в июне, рост идет очень быстро, и через месяц наступает цветение, продолжающееся до августа. Один экземпляр приносит огромное количество семянок — до 300 тысяч (Hegi, 1918). В сырых местах и на хорошо удобренной почве эта галинзога разрастается, образуя пышные кусты с сильно разветвленными стеблями до 60—70 см высотой. В засушливые годы она несколько угнетена и появляется не в таком изобилии, как в дождливое лето. Семянки в почве сохраняют всхожесть в течение 1—2 лет, вероятно, и долее (Hegi, 1918).

Наиболее быстрое размножение галинзоги на территории Белоруссии, и в том числе по окраинам Минска, отмечено в послевоенные годы. В настоящее время галинзога уже становится заметным засорителем овощных культур, и назрел вопрос о включении ее в список объектов карантина. К сожалению, практики еще мало знакомы с этим опасным сорняком.

Литература

Козловская Н. В. (1956). О нахождении *Mimulus guttatus* DC. в окрестностях Минска. Изв. АН БССР, I. — Козловская Н. В. (1959). Род Губастик — *Mimulus* L. Флора БССР, V (Дополнения). — Пачоский И. К. (1900). Флора Полесья и прилежащих местностей. — (Снарскис П.) Snarskis P. (1954). Vadovas Lietuvos TSR augalani pazinti. — Спичевская А. Е. (1949). Сем. Резедовые — *Resedaceae*. Флора БССР, II. — Цеттерман И. О. (1959). Род Галинзога — *Galinsoga*. Флора БССР, V. — Эйхвальд К. Ю. (1953). К распространению в Эстонской ССР видов рода *Galinsoga*. Юбил. сб. Общ. естествоиспыт., 1853—1953. — Hegi G. (1918). Illustrirte Flora von Mittel-Europa, VI. — Szafer W., B. Kulczyński, B. Pawlowski. (1953). Rośliny Polskie.

Институт биологии
Академии наук БССР,
г. Минск.

(Получено 20 VI 1961).

Г. П. Карев и В. П. Кочевых

О СОДЕРЖАНИИ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ В КОРМОВЫХ ЛИШАЙНИКАХ ТУНДРЫ

Лишайники составляют значительную часть кормового рациона северного оленя. Имеется достаточное количество данных о содержании в лишайниках основных групп питательных веществ. Установлено также наличие в них нескольких антибиотиков. О витаминном же составе лишайников имеются лишь единичные сведения.

Е. Е. Гранатом (1935, 1938) было установлено, что якуты и эвенки применяют лишайник *Cetraria cucullata* как лечебное средство при цинге. Проведенные им биологические эксперименты, клинические наблюдения и гистохимические исследования показали, что этот лишайник богат витамином С. Собранный зимой из-под снега и измельченный в порошок, *C. cucullata* после приема с пищей в количестве 100—150 г излечивал цингу у взрослого человека. Гранат (1938) отмечает, что в лишайнике *Cladonia alpestris* химическим анализом также обнаружено значительное количество аскорбиновой кислоты. В фундаментальном труде Н. В. Ларина и сотрудников (1950) указывается то, что у некоторых видов кормовых лишайников обнаружены витамины А, С и Д.

Имевшиеся до последнего времени сравнительно немногочисленные данные химических анализов аскорбиновой кислоты не давали ясного представления об ее содержании в лишайниках и не позволяли выявить наиболее богатых витаминоносителей среди кормовых лишайников тундры.

Определения содержания аскорбиновой кислоты в 20 видах лишайников были проведены нами в основном в 1959 г. Для анализа образцы лишайников были собраны: по левому притоку Печоры — р. Суле, в окрестностях селений Коткино и Сула (лесотундра); в окрестностях г. Нарьян-Мара (лесотундра); на побережье Баренцева моря в устье р. Черной (тундра).

Образцы лишайников измельчались и хранились в закрытых банках из темного стекла. Через 6 месяцев после сбора было проведено количественное определение аскорбиновой кислоты с помощью индофенольного титрования. Навеска измельченного лишайника в 2—9 г смешивалась с раствором соляной кислоты, затем добавлялся раствор щавелевой кислоты и смесь встряхивалась в течение 5 минут. Порции отфильтрованного экстракта оттитровывались 0.001 н раствором 2.6 дихлорфенолиндофенола. Для определения других редуцирующих веществ в экстракте отдельные порции последнего оттитровывались после 10-минутного кипячения с сернокислой медью. Результаты определений представлены в табл. 1.

В исследованных нами лишайниках количество аскорбиновой кислоты в 1 кг абс. сухого вещества колеблется от 10.3 мг у *Cladonia furcata* v. *pinata* до 88.1 мг у *Bryopogon chalybeiforme*.

Данные наших определений совпадают с данными В. Я. Чекина (1954), согласно которым количество аскорбиновой кислоты в сухом веществе лишайников колеблется в пределах от 20 до 100 мг на 1 кг. В наших образцах лишайники из рода *Cladonia* содержали в 1 кг абс. сухого вещества от 10.3 до 31.3 мг аскорбиновой кислоты, а из рода *Cetraria* — от 23.9 до 74.9 мг. Эпифитные лишайники *Bryopogon chalybeiforme* и *Usnea dasypoga* содержали аскорбиновой кислоты больше, чем представители других родов (в среднем 79.9 мг), но значительных запасов корма для оленей эти лишайники не создают.

Из сопоставления полученных данных (см. табл. 1) можно заметить, что количество аскорбиновой кислоты у лишайников коррелирует с окраской их слоевищ. Темноцветные лишайники содержат аскорбиновой кислоты больше, чем светлоокрашенные. Эту закономерность можно обнаружить даже в пределах рода (табл. 2). Особенно резко это проявляется у *Cetraria*. Светлоокрашенная *C. nivalis* содержит 23.8 мг, а темноокрашенная *C. islandica* — 74.9 мг аскорбиновой кислоты в 1 кг абс. сухого вещества. Отмеченное явление, по-видимому, имеет связь со световым режимом в тундре.

ТАБЛИЦА 1

Содержание аскорбиновой кислоты в кормовых лишайниках

Место и время взятия образца (месяц)	Вид	Влажность (в %)	Содержание аскорбиновой кислоты (в мг на 1 кг абсолютно сухого вещества)
с. Коткино, VIII	*Cladonia alpestris* (L.) Roben	10.7	16.0
пос. Черная, IX	*Cl. amaurocraea* (Floer.) Schaer.	11.0	25.8
с. Сула, VIII	*Cl. cornuta* (L.) Schaer.	10.3	29.4
с. Коткино, VIII	*Cl. elongata* (Jacg.) Hoffm.	10.9	26.7
с. Сула, VIII	*Cl. furcata* (Huds.) Schaer. v. *pinata*	11.8	10.3
с. Коткино, VIII	*Cl. rangiferina* (L.) Web.	11.3	12.0
с. Сула, VIII	*Cl. sylvatica* (L.) Hoffm.	11.1	13.8
с. Сула, VIII	*Cl. uncialis* (L.) Web. Hoffm.	11.2	11.9
с. Коткино, VIII	*Cl. crispata* (Ach.) Flot.	10.7	31.3
пос. Черная, IX	*Stereocaulon paschale* (L.) Fr.	13.1	52.9
с. Сула, VIII	*Cetraria hiascens* (Th.) Fr.	11.6	69.4
г. Нарьян-Мар, IX	*C. nivalis* (L.) Ach.	11.6	23.9
с. Коткино, VIII	*C. islandica* (L.) Ach.	11.3	74.9
г. Нарьян-Мар, IX	*C. cucullata* (Bell.) Ach.	12.5	70.1
с. Коткино, VIII	*Parmelia vitata* (Ach.) Röhe.	12.0	18.0
пос. Черная, IX	*Peltigera aphthosa* (L.) Will.	13.2	48.7
пос. Черная, IX	*Nephroma arcticum* (L.) Torss.	10.4	71.9
с. Коткино, VIII	*Sphaerophorus fragilis* (L.) Perss.	11.4	69.2
с. Коткино, VIII	*Usnea dasypoga* (Ach.) Röhb.	12.5	71.7
с. Сула, VIII	*Bryopogon chalybeiforme* (L.) Elenk.	13.6	88.1

ТАБЛИЦА 2

Содержание аскорбиновой кислоты в лишайниках в зависимости от цвета их слоевища

Род	Окраска слоевища во влажном состоянии	Содержание аскорбиновой кислоты для группы видов или одного вида (в мг на 1 кг абс. сухого вещества)
Cladonia	Светло-серебристо-серые слоевища *Cl. alpestris*, *Cl. sylvatica* *Cl. rangiferina*, *Cl. uncialis*	12.8
	Темно-зеленовато-серые слоевища *Cl. amaurocraea*, *Cl. cornuta*, *Cl. elongata*, *Cl. crispata*	28.3
Cetraria	Зеленовато-желтые слоевища *C. nivalis*, *C. cucullata*	47.0
	Коричневатые слоевища *C. hiascens*, *C. islandica*	72.2
Stereocaulon	Пепельно-серые слоевища *St. paschale*	52.9
Sphaerophorus	Коричневатые слоевища *Sph. fragilis*	69.2
Usnea	Серовато-зеленоватые слоевища *U. dasypoga*	71.7
Bryopogon	Темно-коричневые, почти черные слоевища *B. chalybeiforme*	88.1

Степень богатства лишайников аскорбиновой кислотой тесно связана с микроклиматическими условиями. Понижения микрорельефа, где застаивается холодный воздух и долго залеживается снег, характеризуются господством темноокрашенных видов *Cetraria* (*C. hiascens*, *C. islandica*) с повышенным содержанием аскорбиновой кислоты. Этим же видам, наряду с эпифитами, свойственна наибольшая теневыносливость (см. Ларин и др., 1950). Наоборот, лишайники из рода *Cladonia*, широко распространенные на более светлых местах и повышенных участках микрорельефа, относительно бедны аскорбиновой кислотой.

Содержание аскорбиновой кислоты в лишайниках коррелирует также и с содержанием в них протеина (табл. 3).

Рассматривая данные табл. 3, мы наблюдаем отклонение от корреляции только у рода *Stereocaulon*, что, возможно, связано с наличием у него двух водорослей, *Nostos* и *Stigonema*.

Данные наших определений показывают, что наиболее широко распространенные виды лишайников: *Cladonia alpestris*, *Cl. sylvatica*, *Cl. rangiferina* и *Cl. uncialis*, составляющие в рационе северного оленя более половины ягельных кормов, содержат сравнительно мало аскорбиновой кислоты. Трудно пока сказать, в какой мере потребление аскорбиновой кислоты с кормами связано с ее повышенным содержанием в мясе северного оленя, которое, по данным Чекина (1959), может служить для лечения авитаминоза С. Вопрос же о потребности северного оленя в витамине С требует специального изучения.

ТАБЛИЦА 3

Содержание аскорбиновой кислоты и протеина в лишайниках

Род	Содержание протеина в % абс. сухого вещества	Содержание аскорбиновой кислоты (в мг на 1 кг абс. сухого вещества)
Cladonia	2.1	20.6
Cetraria	3.1	59.5
Usnea	6.8	71.7
Bryopogon	7.7	88.1
Stereocaulon	7.9	52.9

Имеются наблюдения, что у оленей Малоземельской тундры после поедания лишайника *Stereocaulon paschale*, довольно широко распространенного и, по нашим данным, содержащего довольно много аскорбиновой кислоты (см. табл. 1), улучшается общее состояние животных, усиливается рост и прекращается расстройство пищеварения у молодняка, а также повышается энергия хоров (самцов) в период гона. Возможно, это указывает на воздействие аскорбиновой кислоты, потребляемой с лишайником *St. paschale*, на организм оленя.

Мы провели дополнительные определения содержания аскорбиновой кислоты в этом лишайнике в зимний период. Лишайник собирался из-под снега в окрестностях Нарьян-Мара в марте 1960 г. Влажность его при отборе проб была равна 89.4%. Навеска в 15—30 г растиралась в стеклянной ступке в растворе соляной кислоты с последующим добавлением раствора щавелевой кислоты. Порции экстракта оттитровывались раствором 2,6-дихлорфенолиндофенола. Среднее содержание аскорбиновой кислоты в этом образце оказалось равным 2.08 мг% или 196 мг на 1 кг абс. сухого вещества; при сборе данного лишайника осенью и анализе в высушенном состоянии после 6 месяцев хранения в нем обнаружено 52.9 мг аскорбиновой кислоты (табл. 1) или почти в 4 раза меньше. Эту разницу можно приписать потерям аскорбиновой кислоты во время хранения образцов, хотя в опытах Чекина (1954) таких потерь не наблюдалось. Но гораздо вероятнее, что здесь сказалось время сбора лишайников. Можно предполагать, что в зимний период количество аскорбиновой кислоты в лишайниках повышено по сравнению с теплым периодом года.

В заключение следует отметить, что вопрос о содержании аскорбиновой кислоты в лишайниках далеко еще не изучен. Исследованные нами кормовые лишайники, по данным индофенольного титрования, содержат аскорбиновую кислоту, количество которой связано с окраской слоевищ, условиями произрастания лишайников, содержанием в них протеина и зависит от свежести анализируемого материала.

Литература

Гранат Е. Е. (1935). Лечение цинги ягелем. Вопросы питания, 5. — Гранат Е. Е. (1938). Витамин С. — Ларин И. В. и др. (1950). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, I. — Чекин В. Я. (1950). Что предохраняет народы Крайнего Севера от цинги. Природа, 10. — Чекин В. Я. (1954). Витаминоносители тундры. ДАН СССР. XCVI, 2.

Сельскохозяйственная станция
г. Нарьян-Мар,
Ленинградский сельскохозяйственный
институт,
г. Пушкин.

(Получено 26 VI 1961).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Leo Brauner und **Franz Bukatsch.** Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. Anleitung zu bodenkundlichen und pflanzenphysiologischen Versuchen für Hochschulen. VEB, Gustav Fischer Verlag. Jena, 1961 : 1—278. (**Л. Браунер** и **Ф. Букач.** Малый физиологический практикум.)

Книга проф. Браунера «Малый физиологический практикум», переработанная и дополненная доктором Букачем, является хорошим учебным пособием для учащихся биологических факультетов университетов, а также педагогических и сельскохозяйственных институтов. В учебнике описывается большое число разнообразных практических работ по всем разделам курса физиологии растений, из которых многие могут быть использованы также и в средней школе.

В начале каждой из девяти глав имеется краткое введение, посвященное теоретическим вопросам, и приведена не только основная, но и новейшая литература по данному разделу. Это несомненно является весьма серьезным достоинством пособия, содержащего наряду с общепринятыми опытами ряд новых интересных работ.

В I и II главах в основном дается описание общеизвестных практических работ.

В главе III, посвященной поглощению воды растениями, приведено описание ряда интересных и разнообразных опытов, иллюстрирующих различие тургора тканей сердцевины и коры стебля. Простотой и наглядностью отличается постановка опытов по транспирации (стр. 33, опыт 34; см. также рис. 22, 23 и 24), а также предложенная авторами модель для демонстрации изменения формы замыкающих клеток устьиц (стр. 39, опыт 39) и ряд других.

В главе IV, посвященной поглощению питательных веществ и минеральному питанию растений, следует признать логически вполне обоснованным сочетание работ по изучению влияния различных ионов на набухаемость коллоидов и покровов семян с опытами по изучению проницаемости протоплазмы (опыты 44—45 и 46—48), а также с практическими работами по определению буферных свойств различных почв.

В главе V, в которой изложены вопросы ассимиляции CO_2 на свету, наряду с известными практическими работами приведено описание постановки опытов, позволяющих учащимся ознакомиться с методикой исследований в этой области физиологии растений на современном уровне. К таким опытам относятся работы по изучению реакции Хилла на изолированных хлоропластах (опыт № 60), а также опыты, знакомящие с манометрическим методом анализа O_2 и CO_2 (по Варбургу) и с хроматографическими методами анализа пигментов, сахаров, аминокислот и алкалоидов. Интерес представляет также постановка опыта по разделению алкалоидов с помощью электрофореза на бумаге (опыт № 126, рис. 69 и 70).

В главе VII, посвященной дыханию и брожению, введен ряд простых практических работ, отличающихся большой наглядностью. К ним относятся: модельные опыты, иллюстрирующие действие ферментов (опыт № 138), демонстрация дыхания у различных растений (опыты №№ 143, 147, 148; см. также рисунки 71, 74 и 75); обнаружение цитохромов в суспензии дрожжей (опыт № 150) и др. Интересны также опыты со светящимися бактериями (№№ 157, 158 и 159).

В главе VIII излагаются материалы о прорастании семян, о процессах роста и развития растений и данные о ростоактивирующих веществах. В этой главе мы также находим ряд новых практических работ, привлекающих внимание. К ним относятся: постановка опыта по Молишу, иллюстрирующего влияние этилена, выделяемого спелыми яблоками, на проростки (опыт № 165, рис. 81); работа, демонстрирующая возможность электрофоретического обогащения ауксином по способу Поля (опыт № 178, рис. 93); работа, в которой сопоставляется хроматограмма ауксина с биологической пробой (опыт № 179); опыты, иллюстрирующие изменение формы при обработке растений препаратом 2,4-Д (опыт № 186); работы по изучению влияния антибиотиков на рост бактерий и фитонцидного действия различных видов высших растений на те или иные бактерии (опыты №№ 195, 196, 197, 198).

Книга не лишена и недостатков. Основным из них является то, что при некоторой перегруженности практическими работами (всего их 251) учебник в то же время не содержит ряда опытов, которые могли бы еще шире ознакомить студентов с современными методами физиологических исследований. В частности, это относится к методам бумажной хроматографии для разделения зеленых и желтых пигментов пластиды;

к практическим работам по изучению микроэлементов; к постановке опытов с меченым углеродом и другими радиоактивными веществами; к изучению реакций окислительного и фотосинтетического фосфорилирования и др.

Недостатком книги является также отсутствие в списке рекомендуемой литературы классических исследований русских ученых — Тимирязева, Прянишникова, Палладина, Костычева, Любименко, Максимова и др.

Однако и в таком виде «Малый физиологический практикум» Браунера и Букача может служить весьма полезным учебным пособием. Следует признать желательным перевод этой книги на русский язык, который, будучи снабжен некоторыми дополнениями и примечаниями, позволит дать биологическим факультетам университетов, педагогических и сельскохозяйственных вузов СССР весьма ценное пособие по курсу физиологии растений.

З. М. Эйдельман.

(Получено 6 VI 1962).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

P. Havas. Vegetation und Ökologie der ostfinnischen Hangmoore. Annales Botanici Societatis Zool.-Bot. Fennicae «Vanamo». Tom 31, no 2, 1960; 188. (**П. Хавас.** Растительность и экология склоновых болот восточной Финляндии.)

Финляндия — страна, где болота занимают около 33.1% площади (V. Auer, 1953 г.), и поэтому их изучению здесь всегда уделялось и уделяется очень большое внимание. Монография Хаваса, посвященная склоновым болотам страны, может занять достойное место среди многочисленных книг о финских болотах, даже таких крупных и широко известных, как работы Ауэра (Auer, 1920, 1922, 1936 гг., и др.), Аарио (L. Aario, 1932 г.), Паасио (I. Paasio, 1936, 1940, 1941 гг.), Кивинена (E. Kivinen, 1948—1961 гг.) и др. Склоновые болота (rinnesuo, Hangmoor — финских болотоведов, bakmyr — у шведов, sloping fen — у англичан и болота склонов — у русских) имеют широкое распространение не только в Финляндии, но и в других скандинавских странах, а также и на севере нашей страны. Однако работ, посвященных описанию болот этого типа, до сих пор почти не было, за исключением немногих небольших статей, в каждой из которых описывались два-три болота из какого-либо ограниченного маленького района. Пожалуй, несколько большее внимание уделялось описанию и классификации склоновых болот с ключевым питанием, так называемым ключевым болотам. Однако и о них существует довольно мало литературы, а об их экологии почти ничего не известно.

Реферируемый труд — первая крупная работа о ключевых болотах и о болотах склонов вообще, касающаяся их особенностей на довольно обширной территории. Установленные автором закономерности растительного покрова, водного и питательного режимов, глубины торфяной залежи этих болот и т. п. могут быть применены при изучении склоновых болот Карелии и других северных районов нашей страны. Из книги Хаваса можно также почерпнуть направления и методику работ, которой желательно пользоваться для наиболее полного и всестороннего изучения болот.

Монография состоит из «Введения», пяти глав, «Заключения» с выводами, обширного списка литературы (204 названия) и списка восьмидесяти исследованных автором болот с указанием их географического положения и краткой характеристикой их растительного покрова. Однако надо отметить, что несмотря на очень полно использованную мировую литературу по болотоведению, особенно финскую и шведскую, автору незнакомы русские работы, посвященные ключевым болотам, например работы Ф. В. Самбука (1930 г.), А. А. Генкеля и Е. А. Осташевой (1933 г.), Т. К. Юрковской (1958 г.) и даже широко известная работа Н. Д. Богдановской-Гиенэф (1926 г.).

В главе I автор разбирает само понятие «склоновое болото». Он соглашается с мнением Ауера (Auer, 1922 г.), впервые выделившего и описавшего этот тип болот для Финляндии, что для этих болот характерен сильный уклон поверхности (главный признак), маломощная торфяная залежь, сильно разложенный торф, регулярное пересыхание, наличие ключей и специфический характер растительности. Обычно склоновые болота занимают долины между высотами или располагаются на склонах по краям больших болот иных типов (например, Hochmoor). Склоновые болота могут быть ключевыми, когда частично их водное питание осуществляется за счет вод ключей, а могут и не иметь ключей и питаться водами, притекающими с окружающих минеральных почв.

II глава посвящается целям и методам исследования. Исследования проводились в с.-в. районах Финляндии: Кусамо (66° с. ш.) и Кайну (65° с. ш.), где этих болот особенно много, а также и в других восточных районах страны, в которых склоновые болота встречаются очень редко. Далее в этой главе, а также в двух последующих —

главе III «Группы сообществ» и главе IV «К экологии групп сообществ» — разбираются основные признаки и свойства болот склонов. Автором выделено 10 групп видов, при чем каждая группа названа по имени одного какого-либо вида. Это группы: Filipendula, Epilobium palustre, Festuca, Carex globularis, Paludella, Menyanthes, Drepanocladus revolvens, Molinia, Eriophorum vaginatum, Empetrum. Наличие на том или ином участке болота растений определенной группы из числа перечисленных указывает на определенные свойства данного участка. По ним можно судить о мощности торфяной залежи, степени богатства водно-минерального питания, степени увлажнения и т. п. Например, группа видов Paludella свидетельствует о мелкой залежи и о ключевом характере питания и т. п. Все группы видов входят в состав тех или иных групп сообществ, которых для болот склонов установлено одиннадцать. Каждая группа сообществ подробно описана, для нее приводятся списки видов, их обилие и проективное покрытие, указывается угол уклона поверхности и экспозиция занимаемого ею участка, толщина подстилающего этот участок торфа, pH воды и ее уровень. Из всего этого описательного материала сделаны соответствующие выводы, приводимые в главе IV. Относительно водного режима болот склонов установлено, что летом они периодически очень сильно пересыхают, за исключением тех болот, где есть ключи. Там уровень воды летом почти не отличается от весеннего. Меньше пересыхают средние участки болот и больше — вышерасположенные окраинные участки. Проведенные наблюдения на соседних ровных не склоновых болотах показали, что там уровень воды летом колеблется незначительно. Толщина слоя торфа на болотах склонов зависит от их уклона: чем сильнее уклон, тем тоньше этот слой. Вообще для основной массы этих болот характерна неглубокая торфяная залежь (порядка 0.5—1.0 м), так как ее образованию мешает сильное их пересыхание и в связи с этим незначительный прирост торфа. Наиболее мощная залежь (до 2 м и более) встречается лишь на ключевых буграх и на некоторых сильнообводненных участках. В работе специально рассматривается вопрос о различии экологии и растительного покрова верхнего края болота и середины. Специфический характер растительности верхнего края обусловливается тем, что там часто выходят ключи. Если ключи отсутствуют, то растительность края и середины почти не различается.

Глава V посвящена климатическим и топографическим предпосылкам существования болот склонов. Наиболее интересным в этом разделе является вывод о том, что климатические факторы в пределах Финляндии почти не находят отражения в признаках и свойствах этих болот. Эти последние определяются главным образом топографическими и эдафическими факторами. Поэтому склоновые болота нельзя приравнивать к таким типам болот, как Hochmoor или Aapamoor, ибо последние обусловлены климатически. Тем более, что склоновые болота не образуют сплошных и обширных зон, как климатические типы болот, а встречаются то более, то менее часто в пределах зоны Аапа-болот. Поэтому склоновые болота лучше рассматривать как топографический вариант Аапа-болот, хотя до сих пор в финской литературе они рассматривались как самостоятельный тип болотных комплексов. Положение об отсутствии самостоятельного типа болот склонов является пока спорным и нуждается в подкреплении материалом по склоновым болотам других стран.

В заключение можно отметить большую разносторонность реферируемой работы, наличие в ней многих интересных и впервые публикуемых сведений по экологии болотной растительности и оригинальность и новизну в трактовке некоторых положений болотоведения.

М. С. Боч.

(Получено 3 II 1962).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ПОТЕРИ НАУКИ

ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВНА АЛИСОВА-КЛОБУКОВА
(1889—1962)

13 января 1962 г. в Москве после продолжительной болезни скончалась Евгения Николаевна Алисова-Клобукова (Крестова). Она родилась в с. Варзнячи Елабужского уезда Вятской губернии 11-го июля (24-го по новому стилю) 1889 г. в семье земского врача. Через два года отец с семьей переехал в Башкирию. Среднее образование (7 классов гимназии) Е. Н. получила в г. Бирске, а 8-й класс окончила в г. Уфе. В 1907 г. она поступила на Естественно-научные педагогические курсы в Петербурге, а в 1913 г. перешла на высшие женские Бестужевские курсы, где получила специальность ботаника. Здесь она училась под руководством профессора (впоследствии академика) В. Л. Комарова. По окончании курсов в 1915 г. Е. Н. поступила на работу в Гербарий Главного ботанического сада в Петербурге, где помогала В. Л. Комарову в составлении сводки данных по флоре Якутии.



В возникшем при горячей поддержке Комарова Южно-Уссурийском отделении Русского географического общества в г. Уссурийске (ранее Никольско-Уссурийском) был организован постоянный Ботанический кабинет, во главе которого стала его ученица — Е. Н. В задачу кабинета входило систематическое изучение флоры Уссурийского края (Приморья). Здесь Е. Н. с помощью молодежи приступила к систематическому сбору растений, созданию большого научного и справочного гербария и к популяризации достижений ботаники среди местной интеллигенции и особенно учащейся молодежи. Следует отметить, что сборы растений отличались полнотой, хорошей сохранностью, были прекрасно препарированы, изящно смонтированы и сохранялись в хороших гербарных шкафах. Почти все сборы растений этого кабинета были проверены и лично определены Комаровым, которому они посылались в Ленинград. При частых посещениях Комаровым научных учреждений и проведении им исследований флоры Приморья он каждый раз посещал Уссурийск, на месте знакомился с новыми сборами растений, которые при активном содействии Е. Н. поступали в ботанический кабинет. За период работы Е. Н. на Дальнем Востоке с 1917 по 1934 г. ею лично и под ее руководством были подвергнуты тщательному флористическому исследованию следующие районы Приморья: 1918—1930 гг. — г. Уссурийск и его окрестности; 1918—1934 гг. — долина р. Супутинки с ее главными притоками; 1918—1931 гг. — долина р. Суйфуна; 1927—1929 гг. — район правых притоков р. Суйфуна с охватом Эльдуги, Сандуги, предгорий Шуфана и других мест; 1921 г. — Сучанский угольный рудник и его окрестности; 1924 г. — озеро Ханка и прилегающая к ней лугово-болотная равнина; 1918—1930 гг. — окрестности г. Владивостока (о. Русский, п-ов Муравьев-Амурский) и некоторые другие пункты.

Обширные сборы растений позднее, в 1931 г., составили гербарий Горнотаежной станции Дальневосточного филиала АН СССР, организованной по инициативе и при

большом участии Комарова, затем в 1944 г. они находились на Дальневосточной базе АН СССР в г. Уссурийске и с 1944 г. вошли в гербарий Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова АН СССР во Владивостоке. Большинство дубликатов гербария постоянного Ботанического кабинета поступили в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) в Ленинграде и частично в гербарий им. П. Н. Крылова Томского университета.

На основе указанных сборов растений, сделанных лично Е. Н. или под ее руководством, а также обширных коллекций БИНа АН СССР В. Л. Комаров смог приступить совместно с ней к составлению первого определителя растений советского Дальнего Востока. Помимо подготовки для Комарова массы справок по уточнению географического распространения растений в Приморье и остальных районах Дальнего Востока, а также других справок, Е. Н. выполнила значительную работу по организации печатания определителя во Владивостоке, проведению сложной корректуры и т. п.

С выходом «Малого определителя растений Дальневосточного края» в 1925 г., составленного Комаровым совместно с Е. Н., дело ботанического изучения флоры Дальнего Востока резко продвинулось вперед. Определитель стал доступным и настольным пособием учителей, агрономов, лесоводов, краеведов и особенно студентов агрономического и лесного факультетов Дальневосточного университета и других учебных заведений. В результате, сначала в постоянный Ботанический кабинет, позднее на Горнотаежную станцию к Е. Н. начали поступать новые сборы растений, среди которых оказались новинки, описанные позднее Комаровым как новые виды и разновидности, были значительно уточнены районы распространения растений и вместе с тем потребовались другие уточнения и исправления.

Все это позволило Комарову и Е. Н. в 1931—1932 гг. выпустить новый «Определитель растений Дальневосточного края» в 2 томах, изданный Академией наук СССР. И тут Е. Н. провела большую работу по подготовке материалов и их техническому оформлению. Благодаря привлечению местной талантливой художницы Е. Л. Левченко она обеспечила изготовление с натуры 330 прекрасных рисунков дальневосточных растений.

Этот определитель сыграл большую роль в дальнейшем развитии изучения флоры и растительности советского Дальнего Востока, особенно потому, что в него были включены растения Северного Приморья и отчасти Сахалина. Ныне этот определитель стал почти библиографической редкостью и нуждается в уточнении, поскольку ботаники центра и особенно Дальневосточного филиала АН СССР за последние годы совершили много экспедиций и собрали новые материалы по флоре этого края.

Из ближайших помощников Е. Н. по постоянному Ботаническому кабинету, некоторые успешно продолжают работать и в настоящее время. Это — З. Н. Лучник (изучает систематику и декоративные травянистые растения на Алтае), Т. В. Торба (Самойлова) (Горнотаежная станция ДВ ФАН СССР, работает в области дендрологии), З. И. Гутникова (ДВФСОАН СССР, исследования по жень-шеню, а ранее по медоносным растениям), А. Г. Хахина — альголог (г. Омск), Т. П. Самойлов (ранее был коллектором, ныне директор Горнотаежной станции ДВФСОАН СССР) и др.

По болезни Е. Н. оставила работу на Дальнем Востоке в 1934 г. и переехала обратно в Башкирию, в г. Уфу, где работала в Почвенно-ботаническом бюро и в Краеведческом музее. Она привела в порядок большой гербарий Башкирской флоры, достигший 30 000 гербарных листов, собранный различными экспедициями. Затем этот гербарий был передан Уфимскому ботаническому саду и Е. Н. перешла работать в этот сад на должность заведующего гербарием. На этой должности она работала до тех пор, пока не вышла в 1950 г. на пенсию, когда уже был организован Башкирский филиал АН СССР в Уфе. Она изучала флору Башкирии, лекарственные и другие дикорастущие полезные растения. В 1941—1943 гг., во время Отечественной войны, в г. Уфе находилась эвакуированная Академия наук УССР. Е. Н. с группой сотрудников Института ботаники АН УССР (М. И. Котовым, А. И. Барбаричем, Е. М. Брадис, Е. Д. Карнаух и др.), а также с сотрудниками Ботанического института АН СССР, находившимися в эвакуации в Уфе (В. И. Грубовым) и в Казани (И. М. Крашенинниковым и М. М. Ильиным), составила «Определитель растений Башкирии», который в настоящее время издает Башкирский филиал АН СССР под редакцией чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкина. После выхода на пенсию Е. Н. жила в г. Москве. В 1958 и 1960 гг. она опубликовала 2-томное издание «Дикорастущие полезные и вредные растения Башкирии».

Один из авторов этой статьи (М. И. Котов) знал хорошо Е. Н. по совместной работе, связанной с изучением флоры Башкирии. Во время войны (1941—1943 гг.) он был эвакуирован в г. Уфу вместе с Академией наук УССР и работал вместе с нею в тесной небольшой комнате, принадлежащей шоферскому клубу. Здесь, в другой комнате, находился упомянутый выше большой гербарий Башкирской флоры и личная библиотека Е. Н. Она очень тепло приняла в Уфе эвакуированных ботаников Академии наук УССР, привлекла их к работе по изучению флоры и растительности Башкирии. В этот тяжелый период в Уфе шла большая работа по изучению лекарственных растений, по изысканию новых заменителей дефицитного лекарственного сырья для нужд обороны и фронта, по изучению пищевых растений, в особенности различных заменителей дефицитного сырья. Было проведено несколько значительных экспедиций по изучению флоры и растительности и собран новый большой гербарный материал.

Совместная большая работа ботаников в Уфе, выполненная на базе Уфимского ботанического сада, создала после войны основу для организации в Уфе Башкирского филиала Академии наук СССР. После возвращения Института ботаники АН УССР в Киев Е. Н. продолжала работу по оформлению к печати «Определителя растений Башкирии» и по составлении сводки по «Дикорастущим полезным и вредным растениям Башкирии».

Е. Н. была очень хорошим и чутким товарищем. Характерной чертой ее как исследователя была большая любовь к ботанике — науке, которой она посвятила свою жизнь.

Ботаники Дальнего Востока и Башкирии скорбят о тяжелой потере. Лучшим памятником Евгении Николаевне будет скорейшее издание «Определителя растений Башкирии», в дело изучения которых она вложила много труда.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. Н. АЛИСОВОЙ-КЛОБУКОВОЙ (КРЕСТОВОЙ)

1919

Медоносы Уссурийского края по наблюдениям 1919 года. Изд. Южно-Уссурийск. отд. Русск. геогр. общ., 1.

Обычные представители весенней флоры окрестностей г. Никольска-Уссурийского (Гербарий с подробным описанием 25 видов весенних растений). Изд. Южно-Уссурийск. отд. Русск. геогр. общ., 98.

1922

История ботанического исследования Уссурийского края. Тез. докл. Изв. Южно-Уссурийск. отд. Русск. геогр. общ., 4 : 60.

Обзор деятельности ботанического кабинета Южно-Уссурийского отделения Русского географического общества. Тез. докл., там же, 4 : 85.

1923

Ботанические исследования в Приморье. В сб.: Приморье, его природа и хозяйство. Владивосток : 117—122.

1924

Euryale ferox Salisb. Из отчета Южно-Ханкайской ботанической экспедиции 1924 г. Изв. Южно-Уссурийск. отд. Русск. геогр. общ., 7.

1925

Южно-Ханкайская ботаническая экспедиция 1924 г. Изв. Южно-Уссурийск. отд. Русск. геогр. общ., 11 : 195—206.

Малый определитель растений Дальневосточного Края. Владивосток : 1—156. (Совместно с В. Л. Комаровым).

Определитель растений Дальневосточного Края. Изд. АН СССР, Л., т. I (1931) : 1—622, 187 табл., т. II (1932) : 623—1175, 143 табл. (Совместно с В. Л. Комаровым).

1942

Дикорастущие лекарственные растения Башкирской АССР. Уфа : 1—55, 33 рис. (Совместно с М. И. Котовым и Я. А. Фиалковым).

1950

Виды диких клеверов Башкирской АССР. Уфа : 1—51, 11 рис. и карта.

1958—1960

Дикорастущие полезные и вредные растения Башкирии. М.—Л., т. I (1958) : 1—218, табл. и 25 рис.; т. II (1960) : 1—246, 28 табл.

М. И. Котов и *Н. Е. Кабанов.*

Институт ботаники
Академии наук УССР,
г. Киев,
Лаборатория лесоведения
при Госплане СССР,
г. Москва.

(Получено 12 III 1962).

ЕВГЕНИЙ ПАВЛОВИЧ ГУСЕЛЬНИКОВ
(1902—1962)

15 января 1962 г. на шестидесятом году жизни скоропостижно скончался кандидат биологических наук Евгений Павлович Гусельников.

Родился Е. П. в 1902 г. на Урале, в г. Алапаевске Свердловской области, в семье рабочего-слесаря Алапаевского завода. В 1917 г. он закончил Алапаевское высшее начальное училище, в 1917—1918 гг. работал в техническом бюро Алапаевского завода в качестве чертежника, совмещая работу на производстве с учебой в вечерней школе второй ступени. В 1919 г. семнадцатилетним юношей добровольно поступает в Красную Армию. После демобилизации из Армии в 1922 г. поступает на рабочий факультет Уральского университета в Свердловске, который закончил по биологическому отделению. С 1925 по 1930 г. учится в Сибирском институте сельского хозяйства и лесоводства в Омске, который успешно заканчивает.

Научные исследования в области ботаники Е. П. начал еще в студенческие годы. В 1926 г. он работает практикантом при кафедре ботаники. В 1927 г. принимает участие в большой Саянской экспедиции под руководством К. Е. Мурашкинского. В том же году он зачисляется научно-техническим сотрудником при кафедре ботаники Сибирского института сельского хозяйства.

В 1928 г. участвует в геоботанической экспедиции в Западные Саяны. В 1929 г. под руководством Г. Г. Петрова работает практикантом по организации Ботанического сада Омского сельскохозяйственного института. В этом же году он осуществляет самостоятельную поездку в Минусинскую степь для сбора материалов и семян для организующегося в Омске ботанического сада.

После окончания Сельскохозяйственного института в 1930 г. Е. П. принимает участие в больших геоботанических экспедициях в Западную и Восточную Сибирь. Общее руководство одной из экспедиций осуществлял Н. В. Ларин.

В декабре 1932 г. Е. П. был зачислен аспирантом Биолого-географического научно-исследовательского института при Восточно-Сибирском университете в г. Иркутске, а с 1 января 1936 г. зачислен старшим научным сотрудником того же института.

В 1935 и 1936 гг. Е. П. был командирован в Ленинград в Ботанический институт Академии наук СССР (БИН) для обработки материалов Сибирских экспедиций. В Ленинграде он знакомится со многими ботаниками БИНа, становится членом Всесоюзного ботанического общества.

В 1937 г. Е. П. защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук в Ленинградском университете. Одновременно с исследовательской работой Е. П. много времени уделял педагогической деятельности — читал лекции студентам по курсам систематики высших растений, геоботаники, фитогеографии. С сентября 1938 г. Е. П. переходит на работу на кафедру ботаники Новосибирского сельскохозяйственного института. В 1939 г. он был утвержден в звании доцента. С ноября 1939 г. по октябрь 1944 г. работал заведующим кафедрой ботаники Новосибирского сельскохозяйственного института. В мае 1944 г. он был зачислен старшим научным сотрудником Западно-Сибирского филиала АН СССР.

В сентябре 1944 г. Е. П. был командирован Новосибирским обкомом ВКП(б) в Киев для работы по восстановлению разрушенного после войны народного хозяйства Украины. С 1 декабря 1944 г. по 8 октября 1947 г. он работал в Украинском научно-исследовательском институте социалистического земледелия, а в 1948—1950 гг. — ботаником-консультантом Киевского опытного поля Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных и ароматических растений. Был начальником Закарпатской экспедиции по изучению лекарственных растений.

В феврале 1950 г. он был зачислен доцентом кафедры ботаники Киевского педагогического института им. Горького. Осенью 1953 г. Е. П. избран по конкурсу доцентом кафедры ботаники Житомирского сельскохозяйственного института, где проработал до ноября 1958 г. Работу в институте Е. П. оставил в связи с резко ухудшившимся состоянием здоровья и последние годы жизни жил как пенсионер-инвалид II группы.

В списке научных трудов и изобретений Е. П. Гусельникова, напечатанных и оставшихся в рукописях, числится 22 работы. В списке геоботанических исследований, выполненных для производственных и научно-исследовательских учреждений, имеется 11 работ.

Евгений Павлович горячо любил природу и ее изучению посвятил всю свою жизнь. Еще будучи студентом, принимал участие в больших геоботанических экспедициях, внимательно присматривался к окружающему его растительному миру, отдавал всего себя исследовательской работе. В дальнейшем он много внимания и времени уделяет педагогической деятельности в высших учебных заведениях Сибири и Украины. Но Е. П. был не только опытным исследователем природы — ботаником и педагогом, но также беспокойным и настойчивым изобретателем. Он получил авторские свидетельства Комитета по внедрению передовой техники при Совете Министров СССР за изобретения приборов и устройств для работы с кок-сагызом, а также за вибрационный микротом для изготовления срезов животных и растительных тканей.

Все, кто близко знал Евгения Павловича, всегда будут помнить этого замечательного, всегда беспокойного, всегда ищущего исследователя природы.

Е. В. Беляков.

г. Житомир.

(Получено 9 III 1962).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

СЕМЕН ИВАНОВИЧ РОСТОВЦЕВ

(к 100-летию со дня рождения)

Семен Иванович Ростовцев родился 23-го мая (по старому стилю, 4-го июня по новому стилю) 1862 г.[1] в г. Ельце Орловской губернии. Отец его принадлежал к сословию мещан и занимался мелкой коммерческой деятельностью. Семья была большая — 6 сыновей и 2 дочери. Все сыновья, кроме самого старшего, получили высшее образование, а один из младших братьев С. И., М. И. Ростовцев, был впоследствии профессором хирургии в Юрьевском университете.

В 1881 г. С. И. окончил с золотой медалью Елецкую мужскую классическую гимназию и в том же году поступил в Московский университет на естественное отделение физико-математического факультета. Здесь он слушал лекции по ботанике К. А. Тимирязева и И. Н. Горожанкина и стал учеником последнего.



В 1885 г. С. И. окончил университет и получил звание кандидата. В то время звание присваивали всем лицам, окончившим университет и представившим кандидатское сочинение (аналогичное современной дипломной работе); С. И. написал его на основе самостоятельных исследований тигмотропизма корней. В 1886 г. он был оставлен на два года при университете на кафедре морфологии и систематики растений, которой руководил Горожанкин, для подготовки к профессорскому званию (эта подготовка более или менее соответствовала современной аспирантуре). В 1887—1889 гг. С. И. преподавал естествознание в некоторых московских средних учебных заведениях, а в 1888—1889 гг. читал также лекции по ботанике на женских Лубянских курсах. В 1889 г., после того как С. И. сдал магистерские экзамены и прочитал в Московском университете две пробные лекции («Исторический очерк развития учения о половом процессе у растений» и «Сожительство у растений»), он получил звание приват-доцента университета. Одна из этих лекций («Сожительство у растений») была напечатана в журнале «Русская Мысль» за 1890 г. Годом раньше (в 1889 г.) в нескольких номерах немецкого журнала «Botanisches Zentralblatt» была напечатана первая научная работа Ростовцева о растениях интереснейшей в ботанико-географическом отношении «Галичьей горы» в Орловской (в то время) губернии, где имеется много реликтовых видов доледникового периода.

[1] В кратком биографическом очерке об С. И. Ростовцеве, помещенном в юбилейном издании «Императорский С.-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования» (т. III, стр. 416) ошибочно указан 1861 г. как год его рождения. Этот же год рождения, по-видимому, на основании указанного источника повторяется и в кратких некрологах о Ростовцеве, написанных М. И. Нагибиной (Природа, 1917 г.) и А. А. Ячевским (Бюллетень 2-го Всероссийского энтомофитопатологического съезда в Петрограде 1920 г., № 2). Но в паспорте Ростовцева и в копии его «формулярного списка о службе» годом рождения указан 1862-й.

В 1889 г. С. И. был командирован Министерством народного просвещения на два года за границу; такие командировки обычно давались в то время начинающим ученым для расширения их научного кругозора и ознакомления с методикой исследований в области избранной ими специальности. С. И. посетил Германию, Австрию, Швейцарию, Францию, Данию и Англию. Он работал в лабораториях ряда крупнейших ботаников того времени — Гебеля (в Марбурге), Рейнке (в Киле), Варминга (в Копенгагене), Ван-Тигема (в Париже), Флао (в Монпелье), а также в гербариях Кью, Берлина и Лейпцига, ознакомился с флорой средиземноморского побережья и с альпийскою флорой в Швейцарии и в Пиренеях. В это же время С. И. напечатал (в «Bibliotheca botanica», 1890 г.) исследование о развитии цветков и соцветий в группе амброзиевых и о положении последних в системе растений. В том же 1890 г. им была опубликована работа о превращении корней в побеги у папоротников — *Asplenium esculentum* и нескольких видов *Platycerium*. Это явление, тщательно описанное С. И. морфологически и анатомически, до него и после него наблюдали лишь у очень немногих растений. Эти данные представляют большой теоретический интерес, так как опровергают идею о существовании трех различных «извечных» органов высших растений (корень, стебель, лист). Указанная работа, как и последующие морфологические исследования Ростовцева, выполнена в духе, характерном для направления в изучении онтогенеза, свойственного школе морфологов Горожанкина. В это же время С. И. напечатал в русских журналах несколько популярных статей — об эпифитных растениях, о махровости цветков и др.

По окончании командировки С. И. возвратился в Москву и в 1891/92 учебном году читал в Московском университете лекции по микологии, где занимал тогда должность приват-доцента.

В июле 1892 г. С. И. перешел на работу в Петербургский ботанический сад; здесь он получил место библиотекаря. Одновременно С. И. читал в качестве приват-доцента лекции в Петербургском университете.

Осенью 1892 г. С. И. защитил в Московском университете диссертацию «Материалы к изучению группы ужовниковых папоротников (*Ophioglosseae*)» и получил степень магистра ботаники. В этой работе, которая также относится к области онтогенетической морфологии, он детально проследил развитие вегетативных органов у *Ophioglossum vulgatum*, образование у него придаточных побегов на корнях и развитие спорангиев (однако он ошибочно счел, что последние развиваются только из одной эпидермальной клетки). Защита диссертации открывала путь к дальнейшей академической карьере. В августе 1894 г. Ростовцев был назначен адъюнкт-профессором по кафедре ботаники во вновь открытый тогда Московский сельскохозяйственный институт, находившийся в то время, как и Петербургский ботанический сад, в ведении Министерства земледелия и государственных имуществ. Через три года, в 1897 г., С. И. был утвержден профессором на той же кафедре. Здесь, в Московском сельскохозяйственном институте в Петровско-Разумовском, протекала вся его дальнейшая жизнь; здесь выполнял он свою основную работу вплоть до самой смерти.

В сельскохозяйственном институте С. И. проделал большой труд по организации преподавания и по созданию лаборатории, гербария и ботанического сада при кафедре ботаники. Он читал так называемый общий курс ботаники, а также курс систематики растений, организовал практические занятия студентов по анатомии и по определению покрытосеменных растений. Лаборатория состояла из 8 комнат, неплохо оборудованных. Для более удобного размещения студентов при работах с микроскопом С. И. в 1897 г. предложил применять трапециевидные столы. Столы эти удобны в том отношении, что студенты, сидящие ближе к окну, не закрывают свет от находящихся дальше в глубине комнаты; статья по этому вопросу была опубликована им в Германии (в 1900 г.). Требования к студентам на его кафедре предъявлялись высокие; например, для получения зачета по анатомии растений студент должен был самостоятельно исследовать анатомическое строение какого-либо неизвестного ему органа неизвестного растения и дать подробное описание его с зарисовкой. Летом устраивались экскурсии со студентами в различные места Московской губернии, а также и в более отдаленные места — в степи Воронежской, Курской, Самарской и Оренбургской губерний, на солончаки Южной России, в Крым.

На кафедре был создан значительный гербарий, в котором в 1914 г. было около 7300 видов и почти 18 000 гербарных листов.

В первый же год существования сельскохозяйственного института Ростовцев поднял вопрос о необходимости устройства при кафедре ботаники ботанического сада. Он говорил, что «современный ботаник. . . не может уже довольствоваться лишь кабинетным изучением мертвого растения». Необходимые средства были отпущены, и раннею весною 1896 г. приступили к работам. Они велись при самом деятельном организационном и чисто физическом участии С. И. и шли настолько успешно, что уже через три года в изданном в 1889 г. описании сада значилось 1012 видов семенных и 56 видов споровых растений.

Обратив внимание на ничтожно малый ассортимент ранневесенних цветов в наших цветниках, С. И. в течение ряда лет проводил в своем саду опыты по разведению многих видов их. Результаты этих опытов он опубликовал в интересной, но мало известной статье «О весенних цветах» («Беседы по садоводству», кн. 1, 1906), в которой рекомен-

дует для разведения в среднерусской полосе 117 видов декоративных растений, цветущих ранней весною.

Работая в сельскохозяйственном институте, где преподавание ботаники должно быть тесно увязано с нуждами сельского хозяйства, С. И. не оставлял и чисто теоретических исследований по морфологии растений. В 1894 г. он опубликовал на немецком языке работу о развитии и прорастании придаточных почек у папоротника *Cystopteris bulbifera*. В этой работе он впервые в ботанической литературе детально проследил первые стадии этого процесса, с развития почки из одной клетки. Претензии немецкого ботаника Гейнрихера на приоритет в этом вопросе были убедительно отвергнуты Ростовцевым (1895 г.). В 1905 г. вышла большая работа С. И. «Биолого-морфологический очерк рясок», ставшая его докторской диссертацией. В этой работе С. И. подробно, с применением микротомной техники, описывает развитие и строение цветков у трех видов рясок — *Lemna minor*, *L. trisulca* и *L. gibba*, цветущих, как известно, очень редко; он рассматривает здесь также морфологическую природу вегетативных органов рясок в условиях их цветения. В сложном и трудном вопросе о морфологической природе вегетативного тела рясок С. И. не присоединился к мнению авторитетнейшего в то время морфолога Гебеля, считавшего, что все тело рясок это лист. С. И. высказал предположение, что каждый побег ряски состоит из двух частей: вегетативной — зеленой пластинки, представляющей лист, и «генеративной», или зачаточного стебля, дифференцированного на короткий стерженек и меристемную часть, производящую побеги, корни и цветки. Исследуя условия цветения рясок, С. И. отметил, что сырое и холодное лето способствует этому, но он не отрицает и влияния на цветение каких-то других, еще не выясненных факторов.

Флористические исследования мало интересовали С. И. Кроме уже упомянутой статьи о растениях «Галичьей горы», им были опубликованы еще списки растений степей и солончаков Средней и Южной России (1900 г.), некоторые из которых были найдены в Средней России впервые, и список растений Уральской области (1905 г.).

Став профессором сельскохозяйственного института С. И. особенно ясно осознал, что будущие агрономы, помимо хорошего знания общей ботаники, должны быть знакомы и с болезнями растений; поэтому он начал читать также курс фитопатологии и организовал применительно к нему практические занятия. В 1898 г. вышло первое издание написанной им «Патологии растений», в 1899 г. — второе издание, в 1908 г. — 3-е издание (под названием «Фитопатология»). Это руководство, бывшее почти единственным в дореволюционной России по столь важному разделу ботаники, было переиздано еще в 1923 г., после смерти Ростовцева, под редакцией Л. И. Курсанова. Оно построено прежде всего на основе микологии, с описанием болезней растений, расположенных по системе грибов, а не по растениям-хозяевам, как стали делать последующие фитопатологи; особенностью его является еще и то, что в нем указываются многие грибы, вызывающие заболевания дикорастущих растений. Кроме этого руководства, С. И. составил также «Пособие к определению паразитных грибов по растениям-хозяевам». Первое издание его (1896 г.) представляло небольшую книжку; второе издание (1908 г.) разрослось в солидный справочник, в котором для растений главным образом среднерусской флоры, расположенных в алфавитном порядке, указываются отмеченные на них паразитные грибы, часто с краткими данными по их морфологии. Во второй части «Пособия» даны описания характерных признаков родов и семейств паразитных грибов, иллюстрированных оригинальными рисунками их спороношений. Пособие это было единственным в своем роде не только в русской, но и в зарубежной литературе, так как в аналогичном немецком труде Линдау (вышедшем позднее 1-го издания книги С. И. Ростовцева) не были указаны несовершенные грибы — возбудители очень многих болезней растений. «Пособие» Ростовцева не утратило своего значения особенно для учебных целей и до настоящего времени.

В 1903 г. С. И. описал неизвестного до того в России и Западной Европе возбудителя заболевания листьев огурцов, которого он отнес к установленному им новому роду *Pseudoperonospora*, промежуточному по своим признакам между родами *Peronospora* и *Plasmopara*. Хотя название нового рода не соответствовало правилам международной ботанической номенклатуры, чем воспользовался американский миколог Клайнтон (Clinton), переименовавший его позднее в *Peronoplasmopara*, однако название, данное Ростовцевым, широко применяется и в настоящее время (см. Ainsworth and Bisby, Bessey, Werdermann и др.). Кроме учебных руководств, пособий и работ о *Pseudoperonospora*, С. И. написал еще ряд небольших статей по фитопатологии.

Преподавая фитопатологию, С. И. ясно осознал необходимость организации специальной фитопатологической станции при сельскохозяйственном институте. Летом 1901 г. он совершил четырехмесячную поездку в ряд стран Западной Европы (Германия, Австро-Венгрия, Швейцария, Италия, Франция и Голландия) и в Соединенные Штаты, где знакомился с постановкой преподавания фитопатологии и организацией фитопатологических станций. В отчете об этой поездке С. И. высказал свое убеждение, что фитопатолог должен заниматься не только исследованием образа жизни и особенностей возбудителей болезней растений, но также изучением «самой болезни, жизни больного растения». Мысль эта нашла признание и была осуществлена лишь довольно много лет спустя. Хлопоты С. И. об организации фитопатологической станции увенчались успехом не скоро: станция была открыта лишь в июле 1914 г., незадолго до смерти С. И. и в очень неблагоприятное время — в начале первой мировой войны.

В первое время на станции работали ученики Ростовцева — М. Е. Сахаров и М. С. Уткин.

А. А. Ячевский в кратком некрологе о С. И. (1920 г.) писал, что он «оказал России огромные услуги в деле распространения сведений по микологии и фитопатологии и признания за этими науками важного значения в нормальном развитии сельского хозяйства».

Много времени и сил отдал С. И. созданию учебников и учебных пособий по основным ботаническим дисциплинам, по морфологии, анатомии и систематике растений, а отчасти и по физиологии. Вначале это были переводы солидных иностранных руководств (Ван-Тигем: «Общая ботаника», 1-е изд. 1895 г., 2-е изд. 1901 г.; А. Майер: «Учение о питании зеленых растений», 1898 г.; Е. Варминг: «Систематика растений», 1897—1898 г.). В «Общей ботанике» Ван-Тигема Ростовцеву пришлось сделать многочисленные изменения и дополнения, чтобы книга соответствовала тогдашнему уровню науки, а «Систематика растений» Варминга дополнена очерком органографии растений, написанным Ростовцевым.[1] Попутно отметим, что К. А. Тимирязев, написавший предисловие к большому двухтомному руководству Варминга, резко отрицательно отозвался в нем о кратких учебниках, рассчитанных «на поспешное подготовление к экзамену», создающих привычку «механически заучивать голый остов чужого, готового конспекта». Позднее (1903—1912 гг.) частично самим Ростовцевым, частично под его редакцией было переведено большое «Руководство по систематике растений» австрийского ботаника Р. Веттштейна, создавшего, как известно, свою филогенетическую систему покрытосеменных растений, которая отличалась от широко распространенной в то время системы А. Энглера. Кроме переводов, значительно обогативших тогда еще довольно бедную русскую литературу по систематике и морфологии растений, С. И. написал несколько оригинальных учебников и учебных пособий: «Морфология и систематика низших растений» (1911 г.); «Морфология и систематика печеночников и мхов» (1913 г.); «Начальный курс практических занятий по анатомии растений», выдержавший два издания при жизни автора (1907 и 1912 г.) и три издания после его смерти (в 1923, 1941 и 1948 гг., переработанные и под редакцией Н. А. Комарницкого; последние два издания вышли под заглавием «Практикум по анатомии растений»). В 1915 г. С. И. напечатал «Руководство к употреблению микротома», первое оригинальное пособие в этой области на русском языке. Большим распространением пользовался «Определитель растений» Ростовцева, очень удобный благодаря небольшому формату для экскурсий, с ключами для определения сосудистых растений почти всей европейской России; он выдержал 5 изданий, которые сопровождались неоднократной переработкой (1-е издание в 1901 г., 5-е — в 1916 г.). 8 изданий выдержала маленькая книжечка Ростовцева «Как составлять гербарий», неоднократно перерабатывавшаяся и дополнявшаяся (1-е издание в 1896 г.; 8-е, посмертное, под редакцией Н. А. Комарницкого — в 1924 г.). Между прочим, С. И. широко опубликовал у нас и за границей прекрасный способ сушки растений в ватных матрасиках, предложенный московским ботаником-любителем А. А. Хорошковым.

Будучи профессором сельскохозяйственного института, С. И. в течение ряда лет читал также приват-доцентские курсы (с практическими занятиями) по общей ботанике и фитопатологии в Московском университете. С 1908 г. до конца жизни он заведовал кафедрой ботаники на Московских высших женских курсах, где читал курс систематики низших и высших растений; благодаря хорошим организаторским способностям и большому опыту в преподавании он создал там хорошо оборудованную лабораторию.

Интересны взгляды С. И. на роль труда в воспитании учащихся, высказанные им в бытность временным директором Студенецкой школы садоводства [2] на собрании Российского общества любителей садоводства 12 IX 1902: «Школа должна. . . своим питомцам. . . привить уважение и любовь к труду. Не верхоглядов-белоручек должна готовить школа, а серьезных тружеников. С первого же дня своего поступления в школу мальчик или юноша должен попасть в здоровую, трудолюбивую атмосферу школы, которая вселит в него прочное убеждение в том, что никакой труд, никакая полезная и необходимая работа, не бывает низкою».

В Московском сельскохозяйственном институте С. И. в течение ряда лет избирался членом правления института, он был также редактором «Известий Московского сельскохозяйственного института» (вместе с Д. Н. Прянишниковым) с 1896 г. (2-й год издания) до самой смерти. В 1915 г. С. И. стал одним из учредителей Русского (ныне Всесоюзного) ботанического общества. В Российском обществе садоводства С. И. был председателем Московского отделения общества и редактором издававшихся им «Записок по садоводству». С 1888 г. С. И. был членом Московского общества испытателей природы.

С. И. напечатал ряд популярных статей и брошюр по разным вопросам ботаники — об эпифитных растениях, о лианах, об осенних декоративных деревьях и кустарниках, о картофельной болезни, о новой болезни крыжовника, о гниении полов, стен, балок и пр.; много статей и мелких заметок по различным вопросам ботаники написано им

[1] В переводе руководства Варминга принимал участие М. И. Голенкин.

[2] Школа находилась в Москве на Пресне.

для русских энциклопедий — Брокгауза и Эфрона, товарищества Гранат; часто они подписаны инициалами — «С. Р.».

Как профессор сельскохозяйственного института, где нельзя было по тогдашним правилам оставлять студентов для специализации по ботанике (и вообще по общетеоретическим дисциплинам), С. П. не мог иметь много учеников. Из его учеников можно назвать ботаников И. Г. Василькова, П. А. Титова, микологов и фитопатологов П. Серебряникова, М. С. Уткина, М. Е. Сахарова, К. Е. Мурашкинского, П. Д. Клейменова.

Внешне несколько суровый и угрюмый, С. П. становился приветливым и общительным на ботанических экскурсиях. При ближайшем знакомстве с ним он располагал к себе, выявлялись его широкая ботаническая образованность, большая работоспособность, глубокая любовь к науке и всегдашняя добросовестность в исполнении принятых на себя обязательств.

Летом 1916 г. у С. П. обнаружились признаки аппендицита. Стремясь поскорее избавиться от него, чтобы не болеть во время учебного года, С. П. решился осенью на операцию. Операция эта, считающаяся обычно не трудною и не опасною, сделана была неудачно — начался сепсис; пенициллина, современного мощного средства против сепсиса, тогда еще не было и 2-го октября (старого стиля) С. П. скончался.[1] Похоронен С. П. на кладбище Скорбященского монастыря, в настоящее время упраздненном.

Список печатных работ С. П. Ростовцева до 1912 г. помещен в юбилейном издании: «Императорский С.-Петербургский ботанический сад», ч. III, 1913—1915 гг.: 417—421.

Ниже помещаем список позднее опубликованных работ.

1915

Отчет о ботанической экскурсии студентов МСХИ в Крым в июле 1914 г. (Список растений составлен П. А. Титовым). Известия МСХИ, кн. 2-я: 92—103.

Пособие к определению цветковых растений. 7-е изд., М.

Руководство к употреблению микротома. М. : 1—58, 40 рис.

Систематика растений. Часть II. Семенные растения. Конспект лекций. Изд. 3-е. М. : 1—84.

1916

Конспект лекций по общей ботанике. 3-е изд., М. : I—IV, 1—179.

Об алейроновых зернах. Сб. статей, посвящ. К. А. Тимирязеву. . . М. : 500—508.

Определитель растений. 5-е изд. : I—XVI, 1—511, 251 рис.

1923

Начальный курс практических занятий по анатомии растений. 3-е исправл. и дополн. изд. под ред. Н. А. Комарницкого. М.—П. : 1—212, 132 рис.

Фитопатология. Болезни и повреждения растений. 4-е изд. Под ред. и с дополн. проф. Л. И. Курсанова. М.—П. : IV+415.

1924

Как составлять гербарий? Под ред. Н. А. Комарницкого. М.

1941

Практикум по анатомии растений. Изд. 4-е. Под ред., с исправл. и дополн. Н. А. Комарницкого. М. : 1—232, 141 рис.

1948

Практикум по анатомии растений. Изд. 5-е. Под ред., с исправл. и дополн. Н. А. Комарницкого. М. : 1—276, 141 рис.

Н. А. Комарницкий.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова.

(Получено 26 I 1962).

---

[1] В «Основах микологии» А. А. Ячевского ошибочно сказано (стр. 132), что С. П. Ростовцев умер от рака.

КСЕНИЯ ЮЛЬЕВНА КОСТРЮКОВА

(к 70-летию со дня рождения)

В этом году исполнилось 70 лет со дня рождения Ксении Юльевны Кострюковой — заведующей кафедрой биологии Киевского медицинского института, доктора биологических наук, профессора. К. Ю. широко известна в нашей стране и за ее пределами как высоко эрудированный биолог — последователь мичуринского учения, талантливый цитолог и эмбриолог.

Ксения Юльевна родилась 19 февраля 1892 г. в г. Нарве (бывш. Петербургская губерния) в семье врача. Отец умер в 1905 г. К. Ю. и ее трех сестер воспитала мать — преподавательница французского языка в женской гимназии, позднее избранная начальницей городской женской гимназии в г. Кременчуге на Украине. Здесь же в 1908 г. К. Ю. окончила с золотой медалью 7 классов городской гимназии, а в следующем — 1908 г. — 8-й педагогический класс по специальности русский язык и математика. В 1911 г. она окончила двухгодичный курс по классу учительниц французского языка при Николаевском сиротском институте в Петербурге, после чего прослушала 3-месячные курсы французского языка для иностранцев в г. Нанси (Франция).



Ее трудовая деятельность как преподавательницы французского языка женской гимназии началась в 1912 г. Октябрьская революция застала ее на этой работе в г. Кременчуге. Однако ее влекло к другой деятельности, и настойчиво работая над приобретением новой специальности путем самообразования, она переходит на преподавание естествознания в трудшколах. Одновременно она работает в красноармейских и рабочих школах по ликвидации малограмотности и неграмотности.

В 1925 г. К. Ю. поступила на Агробиологический отдел Киевского института народного образования (университета), который окончила в 1929 г. Затем она — младший ассистент Киевского научно-исследовательского института каучука и каучуконосов (в 1931—1934 гг. она была старшим научным сотрудником того же института). С 1931 г. по настоящее время К. Ю. Кострюкова работает на кафедре биологии Киевского медицинского института, сначала ассистентом, с 1934 г. — доцентом и с 1935 г. заведующей кафедрой (звание профессора присвоено в 1940 г.). Кроме того, по совместительству К. Ю. работала в Киевском государственном университете: старшим научным сотрудником Научно-исследовательского института биологии (1937—1941 гг.), старшим научным сотрудником и заведующей отдела селекции Ботанического сада (1944—1955 гг.) и заведующей кафедрой дарвинизма и генетики (1948/49 учебный год).

Кандидатскую степень К. Ю. Кострюкова получила в 1936 г. без защиты диссертации по совокупности работ. Докторскую диссертацию на тему: «Исследование развития мужского гаметофита ряда видов *Liliaceae* и *Amaryllidaceae* in vivo» она защитила в 1939 г. в Киевском университете. Это была первая, за всю более чем столетнюю историю существования Киевского университета, защита женщиной диссертации на соискание степени доктора биологических наук.

Научную работу К. Ю. начала еще студенткой Киевского института народного образования в лаборатории эмбриологии и цитологии растений под руководством В. В. Финна, ученицей которого она является (на формирование ее мировоззрения большое влияние также оказал известный цитолог М. В. Чернояров). В этой лаборатории она выполнила работу о мужских клетках у *Scirpus lacustris* L., которая была напечатана в Вестнике Киевского ботанического сада в 1930 г.

Первой своей работой К. Ю. начала большую серию цитолого-эмбриологических исследований, интерес к которым привил ей Финн — один из ближайших учеников и соратников С. Г. Навашина. Эти исследования она успешно проводит и в настоящее время.

Особый интерес представляет разработанная К. Ю. Кострюковой новая методика исследования in vivo пыльцевых зерен и пыльцевых трубок, выращиваемых в искусственной среде. Применяя эту методику, ей удалось неопровержимо доказать на ряде

растений, в том числе и на классическом объекте *Lilium martagon* L. (подробно изученном такими колоссами цитологической науки, как С. Г. Навашин и Э. Страсбургер), ошибочность представления о существовании голых мужских половых ядер в пыльцевых трубках покрытосеменных (наличие после деления генеративных клеток не голых ядер, а клеток-спермиев у высших групп покрытосеменных впервые было установлено Фиником в 1912 г. на примере ваточника — *Asclepias cornuti* Decsn. Предварительное сообщение об этом открытии было опубликовано на украинском языке только в 1921 г., а полностью — в 1925-м — на английском и в 1928-м — на русском языках).

Это свое исследование, уже начиная с 1932 г., К. Ю. использовала в полемике с представителями менделевско-моргановской генетики, отстаивающими взгляд о монополии ядра в явлениях наследственности. Эту борьбу против так называемой формальной генетики К. Ю. настойчиво ведет до настоящего времени, проявляя при этом исключительную принципиальность и постоянство в своих убеждениях, что вызывает симпатии и уважение к ней даже тех лиц, которые не согласны с отдельными выдвигаемыми ею положениями.

Проводя обстоятельные исследования мужских половых клеток у высших растений, К. Ю. установила также чрезвычайно интересный факт разнокачественности клеток-спермиев, на что впервые указал в 1927 г. Навашин. Таким образом, К. Ю. — «внучатая» ученица последнего — успешно продолжает его исследования. Эти исследования она выполнила как на живом, так и на фиксированном материале ряда растений.

Она установила отставание в развитии ядра переднего в пыльцевой трубке спермия. Разнокачественность спермиев подтверждается и новыми доказательствами наличия у них активных движений, полученных Кострюковой (концепцию об активном движении мужских гамет покрытосеменных высказал еще в 1898 г. Навашин). Разнокачественность сестринских клеток, образовавшихся в результате кариокинеза, обнаружила она и на ранних фазах формирования зародыша у растений. Наконец, она, подтвердив наличие разнокачественности клеток при амитотическом делении, показала, что амитоз не только не является патологическим явлением, как предполагали некоторые ученые, а что это нормальный (кстати сказать, весьма распространенный как в генеративных, так и в вегетативных тканях растений) способ деления клеток. Кострюкова указывает, что при амитозе, как и при кариокинезе, имеет место процесс развития, т. е. возникновение новой, молодой, клетки из старой; клетки при делении, таким образом, представляют разные ступени развития живого вещества.

Полученные К. Ю. данные вошли в широко распространенные учебники и монографии (П. М. Жуковский, 1950 г.; P. Maheshwari, 1950 г.; В. Г. Александров, 1953 г.; Я. С. Модилевский, 1953 г.).

Значительный интерес представляют работы К. Ю. по изучению анатомии каучуконосных растений, проведенные в 30-х годах. Она, в частности, предложила новую методику исследования целых листьев каучуконосов. Эта методика позволяет наиболее полно изучить морфологию млечной системы в листьях этих растений и выявить содержание каучука в латексе. В это же время она применила новые фиксажи, содержащие осмиевую кислоту, позволившие провести очень тонкое цитологическое исследование тканей вегетативных органов, сохранив в них каучук, и решить вопрос о природе латекса.

Интересные исследования проводит К. Ю. (в последнее время совместно с А. П. Бойко) также по выращиванию и селекции гиппеаструма полосатого (*Hippeastrum vittatum* Herb.) в Ботаническом саду им. акад. А. В. Фомина. Здесь она вывела очень красивый новый сорт ('Алая звезда') этого великолепного декоративного растения.

К. Ю. всегда осуществляла также важные теоретические исследования. Полученные при этом результаты она излагала в докладах и выступлениях на различных научных конференциях и совещаниях, в том числе на Всесоюзном совещании по генетике и селекции, созванном редакцией журнала «Под знаменем марксизма» (1939 г.), на Августовской сессии ВАСХНИЛ и республиканском совещании о задачах дальнейшего развития мичуринской агробиологии на Украине (1948 г.), на всесоюзном совещании по философским вопросам естествознания (1958 г.), на республиканском совещании по философским вопросам биологии (1960 г.) и др.

В своей научно-исследовательской работе К. Ю. Кострюкова, занимаясь порой и «частными» вопросами, умеет поднять их до уровня, на котором они приобретают общебиологическое значение; ею опубликовано свыше 90 работ.

Второй особенностью ее научно-исследовательской работы является непримиримость к идеалистическим течениям и идеям в биологии независимо от того, кем они высказываются. Труды классиков марксизма-ленинизма, труды И. В. Мичурина и его последователей служат ей мощным оружием в этой борьбе, которым она пользуется с исключительным совершенством.

Важной чертой исследования К. Ю. является также то, что она не принимает на веру все сообщаемые в специальной литературе факты и особенно различные «теории» и «обобщения», делаемые на основе этих фактов. Так, после ознакомления с работами, в которых выдвигалось положение о наличии так называемого соматического оплодотворения, заключающегося будто бы в проникновении большого числа спермиев в клетки нуцеллуса и стенки завязи и наблюдающегося якобы у амариллиса,

К. Ю. (вместе со своей сотрудницей Ф. С. Гурецкой) проверила эти данные на объекте, изучавшемся ранее. При этом она применила новую методику, предложенную авторами, «установившими» новый способ оплодотворения, и классическую методику. В результате ею была показана абсолютная неприменимость новой методики для исследований подобного рода и установлено, что у растений не бывает внедрения спермиев в ткани пестика, а, следовательно, влияние большого количества прорастающей пыльцы на ткани женских генеративных органов осуществляется только через обмен веществ между ними.

Наконец, следует указать еще одну особенность научной деятельности К. Ю. Кострюковой. Цитируемые ею работы она рассматривает всегда критически и с помощью различных примечаний и высказываний выявляет свое отношение к ним. Так, например, в примечании к одной работе она пишет: «Не можем не отметить прискорбную страсть автора к новой терминологии, которая лишь затемняет вопрос при недостаточно четких рисунках, сделанных к тому же с плохо фиксированного материала. Что может дать, например, термин «горошение клетки» без соответствующего ясного описания явления, о котором идет речь? Умение описать наблюдаемое явление — большое искусство. Этому искусству следует поучиться автору у классиков отечественной цитологии, которых он не раз поносит в работе, огульно обвиняя цитологов вообще в ошибках морганистской цитологии».[1]

К. Ю. с 1949 г. является действительным членом Всесоюзного ботанического общества, Всесоюзного общества по распространению политических и научных знаний и Московского общества испытателей природы. С 1957 г. она член Президиума Украинского ботанического общества. В 1961 г. К. Ю. была награждена орденом Знак Почета.

К. Ю. проводит большую научно-пропагандистскую работу, выступая с многочисленными лекциями и докладами как член Общества по распространению политических и научных знаний Украинской ССР, среди женщин, молодежи, а также на различных научных съездах и конференциях. Ее лекции и доклады всегда стилизованы до мельчайших подробностей, отличаются исключительной стройностью и излагаются с таким совершенством, что слушатели не бывают безразличными.

В выступлениях К. Ю. Кострюковой много молодого пыла и творческого задора, столь характерных для передового советского ученого. Об ее энергии говорит и список ее печатных работ, который каждый год пополняется все новыми названиями, отражая новые исследования, искания и новые достижения.

Пожелаем же К. Ю. на долгие годы сохранить присущую ей творческую энергию.

И. И. Белоконь.

Киевский государственный университет им. Т. Г. Шевченко.

(Получено 14 II 1962.)

ИВАН ДАНИЛОВИЧ ЮРКЕВИЧ

(к 60-летию со дня рождения)

22 июня 1962 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 35 лет научной, педагогической и общественной деятельности академика АН БССР, доктора сельскохозяйственных наук профессора Ивана Даниловича Юркевича, крупного специалиста в области лесоведения и геоботаники.

И. Д. — выходец из крестьян, родился в д. Сергеевичи Минской области. Он принадлежит к плеяде тех ученых, которым широкий путь в науку открыла Советская власть.

В 1924 г. И. Д. оканчивает Марьиногорский сельскохозяйственный техникум и работает помощником лесничего, а затем и лесничим в Минской области. Большой интерес к ботанике он проявлял еще будучи студентом техникума, посвящая все свободное время сбору растений, их определению и коллекционированию. Жажда знаний и желание их совершенствовать приводят И. Д. в Белорусскую сельскохозяйственную академию (г. Горки), которую он оканчивает в 1930 г., получив звание инженера лесного хозяйства. С этого времени начинается плодотворная научная и педагогическая деятельность И. Д. Юркевича.

С 1930 по 1953 г. он работает сперва научным сотрудником, затем заведующим сектора и, наконец, заместителем директора по научной части Белорусского научно-исследовательского института лесного хозяйства (БелНИИЛХ). Научные исследования он совмещает с преподавательской деятельностью в Белорусском лесотехническом институте.

[1] Цитаты из статьи К. Ю. Кострюковой и Ф. С. Гурецкой «Амитотическое деление в зародышевом мешке сложноцветного *Heliopsis helianthoides* Sweet». (Известия АН Армянской ССР, сер. биолог. и с.-х. науки, т. VII, № 1, 1954 : 34). В этой цитате содержится критика работы А. М. Синюхина «Черты онтогенетического развития клеток конуса роста ячменя» (Известия АН СССР, сер. биолог., № 5, 1952).

В 1935 г. И. Д. Юркевичу присваивается звание доцента, а в 1937-м — ученая степень кандидата сельскохозяйственных наук. 3 января 1948 г. в Институте леса АН СССР И. Д. успешно защищает докторскую диссертацию на тему «Исследование эколого-биологических свойств отечественного гуттаперченоса — бересклета», а в 1949 г. ему присваивается звание профессора.

С 1953 по 1956 г. И. Д. работает в Институте леса АН БССР вначале заведующим отдела, а затем директором; в 1956 г. (после объединения Института леса с БелНИИЛХом) он переходит на работу в Институт биологии АН БССР, где возглавляет отдел геоботаники и в настоящее время. В 1953 г. он избирается членом-корреспондентом, а через три года — академиком Академии наук БССР. С 1956 г. И. Д. является заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук АН БССР.

Научные исследования И. Д. концентрируются вокруг изучения лесной растительности как природного комплекса. В этой области он является последователем В. Н. Сукачева, создавшего учение о типе лесного биогеоценоза, и с успехом развивает его в применении к конкретным условиям белорусских лесов. Взаимосвязь растительного сообщества со средой раскрыта во многих геоботанических и лесоводческих работах И. Д. Он пропагандирует и применяет мичуринские методы исследования в лесоводстве. При этом все теоретические исследования И. Д. направлены на разрешение практических задач повышения продуктивности лесов и рационального использования растительных богатств. И. Д. Юркевичем опубликовано свыше 190 научных работ и статей, в том числе 2 крупные монографии, ряд работ напечатан или прореферирован за рубежом, результаты его исследований вошли в учебники по лесоводству, в справочники и в геоботаническую литературу.

Среди разносторонних исследований И. Д. можно выделить несколько основных направлений, которые привлекли особое внимание ученого. Им изучено плодоношение основных лесообразующих древесных пород в зависимости от различных биогеоценотических факторов, разработан новый метод учета урожайности желудей, проведены исследования сезонного развития древесных пород (дуб, ель, береза, ольха, тополь и др.), а также установлены признаки для определения фенофаз, которые в 1949 г. были утверждены Ученым Советом Всесоюзного научно-исследовательского института лесного хозяйства и рекомендованы для всей сети соответствующих учреждений. Широко освещены им закономерности естественного возобновления леса и разработаны мероприятия по возобновлению древесных пород в зависимости от типов леса. Ценные данные получены им при изучении экологии лесных растений, в частности в исследовании эколого-биологических свойств бересклетов, в котором доказана зависимость накопления гутты и смол от химических свойств почвы. Он разработал также новый метод изучения степени компактности корневой системы бересклетов, имеющий общее значение для исследования подземной части деревьев и кустарников. Результатом 10-летнего труда ученого явилась монография «Исследования отечественного гуттаперченоса — бересклета бородавчатого». За работу по изучению эколого-биологических свойств отечественных гуттаперченосов и их разведение в 1951 г. И. Д. Юркевичу присвоено звание лауреата государственной премии СССР. Много внимания И. Д. уделяет вопросам типологии леса, которые красной нитью проходят через все его работы. В 1940 г. им была опубликована первая типологическая классификация лесов Белоруссии, которая вошла в монографии по лесной геоботанике, в справочники по лесному хозяйству и используется в практике лесного хозяйства, а также при проведении исследований в области лесоведения. В настоящее время И. Д. работает над дальнейшим совершенствованием типологии леса, обобщающей его многолетние исследования лесов БССР.

Особенно много труда И. Д. посвятил белорусским дубравам, изучению их типологии, обоснованию мероприятий по их восстановлению. Им разработана биологическая классификация дубового самосева, изучены формы дуба черешчатого и закономерности их распространения по типам леса, выявлены зональные климатически замещающие типы дубрав, изучена экология спутников дуба и другие стороны дубравных биогеоценозов. Монография «Дубравы БССР и их восстановление», обобщающая 30-летний труд ученого, опубликована двумя изданиями в 1951 и 1960 гг.

И. Д. Юркевичем опубликован ряд работ, посвященных анализу естественно-исторических особенностей различных частей территории Белоруссии (Полесья, Поозерья, Беловежской пущи), а также географии древесных видов и фитоценозов. На основании этих работ разработано геоботаническое и лесорастительное районирование Белоруссии (1940, 1961 гг.), выделено семь лесорастительных районов, отражающих связь лесной растительности с совокупностью орографических, климатических и почвенно-гидрологических условий.

Помимо практически важных исследований по естественному возобновлению, плодоношению и типологии лесов, ученый много работ посвятил лесокультурному делу, системе лесохозяйственных мероприятий, рубкам главного и промежуточного пользования.

С 1953 г. И. Д. организовал большие работы по изучению применения гербицидов для очистки лугов и пастбищ от кустарников, сорных и ядовитых трав, по регулированию состава и структуры луговых фитоценозов.

И. Д. является прекрасным педагогом. Работая в качестве ассистента, доцента, заведующего кафедрой и профессора в Белорусском лесотехническом институте, он подготовил сотни инженеров-лесоводов; много труда отдает он и воспитанию научных кадров, им подготовлено 10 кандидатов наук в области геоботаники и лесоведения.

С 1957 г. И. Д. Юркевич — председатель Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества, которое под его руководством выросло в действенную, разветвленную по всей республике организацию, ведущую научную, пропагандистскую и издательскую работу. И. Д. является бессменным ответственным редактором всех изданий Белорусского отделения ВБО. Он является также членом Московского общества испытателей природы и Географического общества СССР, президиум которого в 1959 г. наградил его почетной грамотой за организацию лесофенологических исследований и научные работы по фенологии.

Член КПСС с 1927 г., И. Д. активно выполняет многочисленные общественные и партийные поручения. Его избирают депутатом Гомельского городского совета, председателем Гомельского областного общества по распространению политических и научных знаний, ответственным секретарем секции научных работников г. Гомеля, членом РК КПБ Центрального района г. Гомеля. В настоящее время И. Д. является депутатом Минского городского совета, заместителем председателя комиссии по озеленению г. Минска, председателем научного совета по координации ботанических работ, заместителем председателя Ученого Совета Института биологии по защите диссертаций, членом ряда ученых Советов (Белорусского научно-исследовательского института лесного хозяйства и др.), членом редколлегии журнала «Доклады АН БССР» и журнала «Сельское хозяйство Белоруссии».

За теоретические исследования, внедрение их в практику и пропаганду научных знаний И. Д. награжден орденом «Трудового Красного Знамени», медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне» и многими грамотами, его работы 5 раз отмечались медалями Всесоюзной сельскохозяйственной выставки (в том числе Малой золотой медалью).

Вся многогранная научная деятельность И. Д. Юркевича протекала в Белоруссии и посвящена изучению и реконструкции ее растительного покрова. В настоящее время он руководит геоботаническими исследованиями лесной, луговой и болотной растительности Белоруссии, прилагая много усилий для внедрения новейших методов исследования, борясь за превращение геоботаники в экспериментальную науку.

Все знающие Ивана Даниловича желают ему доброго здоровья и дальнейших успехов в развитии науки на благо нашей Родины, на благо коммунизма.

В. С. Гельтман и *Е. А. Круганова.*

Институт биологии
Академии наук БССР,
г. Минск.

(Получено 13 IV 1962).

ХРОНИКА

РАБОТА НАУЧНОГО СЕМИНАРА ОТДЕЛА ГЕОБОТАНИКИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА АН СССР за 1961—1962 гг.

Научный семинар призван способствовать развитию теории и методики научных исследований путем взаимного ознакомления различных исследователей с проводимыми ими работами и обсуждения достижений в данной и смежных отраслях науки.

В работе научного семинара отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) принимают участие все сотрудники этого отдела, некоторые специалисты других отделов института, а также геоботаники из других учреждений нашей страны. Постоянными участниками заседаний семинара являются члены кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета.

За период с октября 1961 по май 1962 г. состоялось 12 заседаний семинара, на каждом из них присутствовало в среднем от 40 до 60 человек. В общей сложности в его работе приняло участие около 150 человек, являющихся специалистами в области геоботаники и смежных дисциплин, из различных учреждений Ленинграда и других городов страны (Москва, Киев, Тбилиси, Тарту, Кишинев, Иркутск, Новосибирск и т. д.).

В работе семинара принимали участие и зарубежные ученые из Демократической Республики Вьетнам, Китайской Народной Республики и Болгарской Народной Республики. Руководство его работой осуществлялось чл.-корр. АН СССР Е. М. Лавренко, д-ром биолог. наук проф. А. А. Юнатовым и д-ром биолог. наук проф. Б. А. Тихомировым.

Основным направлением работы семинара является *обсуждение научных докладов, результирующих многолетние исследования геоботаников* различных учреждений нашей страны и зарубежных ученых. За рассматриваемый период было прочитано и обсуждено пять таких докладов: **С. Г. Нариньян** (Институт ботаники АН Армянской ССР, Ереван) — «Альпийские ковры Кавказа как особый тип растительного покрова, вопросы их генезиса и классификации»; **А. Г. Долуханов** (Институт ботаники АН Грузинской ССР, Тбилиси) — «Колхидский подлесок, его современные позиции, ботанико-географические связи и вопросы происхождения»; **К. Н. Игошина** (Ботанический институт АН СССР, Ленинград) — «Материалы для флоры Уральского высокогорья»; **Л. Н. Соболев** (Институт географии АН СССР, Москва) — «Анализ географических систем сообществ методом экологических схем»; **Тхай Ван Чинг** (Научно-исследовательский институт леса, Ханой) — «О растительности Вьетнама». Интересный доклад из области аллелопатии сделал **А. М. Гродзинский** (Институт ботаники АН Украинской ССР, Киев) на тему «Фитоценотическая роль растительных выделений».

Большой интерес у геоботаников вызывают *методические доклады*. Зимой 1961/62 г. на семинаре были сделаны два таких доклада — **В. В. Мазингом** (Тартуский государственный университет) о применении перфокарт для систематизации геоботанической литературы и **Б. В. Виноградовым** (Лаборатория аэрометодов Министерства геологии и охраны недр) о направлениях разработки аэрометодов при геоботаническом дешифрировании аэроснимков.

Важным направлением работ семинара является *обсуждение готовящихся к печати и опубликованных крупных трудов геоботаников* БИНа и других научных учреждений страны.

Первой темой для обсуждения была выбрана незадолго перед тем вышедшая из печати монография коллектива авторов отдела геоботаники БИН'а «Растительность степей Северного Казахстана» (подробное сообщение об этом обсуждении опубликовано автором в № 9 Ботанического журнала за 1962 г.).

Опыт обсуждения показал большое значение этого начинания. Составлен список опубликованных в последние годы работ, предложенных геоботаниками для обсуждения на семинаре.

К сожалению, готовящиеся к печати труды все еще не подвергаются (за редким исключением) предварительному обсуждению, что, без сомнения, позволило бы внести целый ряд существенных коррективов в их содержание и устранить некоторые недостатки. Мешает этому авральность подготовки большинства крупных изданий отдела геоботаники. Единственным исключением было сообщение **Е. М. Лавренко** о подготовленных к печати картах ареалов для Физико-географического атласа мира, выполненных коллективом геоботаников БИНа под его редакцией и при его участии.

Существенным дополнением к докладам и сообщениям, основанным на оригинальных исследованиях, являются *реферативные сообщения*. За зимний период 1961/62 г. были сделаны два таких сообщения, построенные на обзоре иностранной литературы: **Г. Э. Шульц** — «Новости фенологического картирования» и **М. С. Боч** — «О новых данных по типологии и районированию финских болот».

На заседаниях семинара заслушиваются также *информационные сообщения о совещаниях, проектах исследований, научных командировках*. **Е. И. Матвеева** сообщила о ходе работы и результатах Совещания по экспериментальной геоботанике в Казани. Результаты обсуждения этого сообщения и резолюции Совещания посланы председателю оргкомитета проф. М. В. Маркову. **Л. Н. Соболев** доложил о плане ботанических работ Института географии АН СССР на Курском стационаре, которые он предполагает вести в комплексе с БИНом. **Л. Е. Родин** сделал доклад по материалам своей последней поездки за границу на тему «В аридных районах Индии».

Для того чтобы геоботаники могли полнее осветить все стороны комплексного изучения растительного покрова нашей страны и зарубежных территорий, решено организовать на заседаниях научного семинара отдела геоботаники БИНа *обсуждение результатов исследований и программ* не только в области геоботаники и географии растительного покрова, но и *в области смежных дисциплин*. Первым на обращение семинара откликнулся **А. Г. Исаченко** (Географический факультет Ленинградского государственного университета), он сделал доклад на тему «Современное состояние учения о ландшафтах».

Публикуя эту заметку, мы надеемся привлечь к работе семинара еще более широкие круги советских геоботаников и специалистов смежных отраслей науки.

Секретарь семинара *Л. С. Карпенко*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 VI 1962).

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 2 XI 1962 г. М-42327. Бумага 70×108 1/16. Бум. л. 4¾. Печ. л. 9¾=13.35 у. п. печ. л. Уч.-изд. л. 15.57. Тираж 3965. Заказ 805.

Ленингр. отд. Изд. АН СССР. Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1.

1-ая тип. Изд. АН СССР. Ленинград, В-34, 9 лин., д. 12